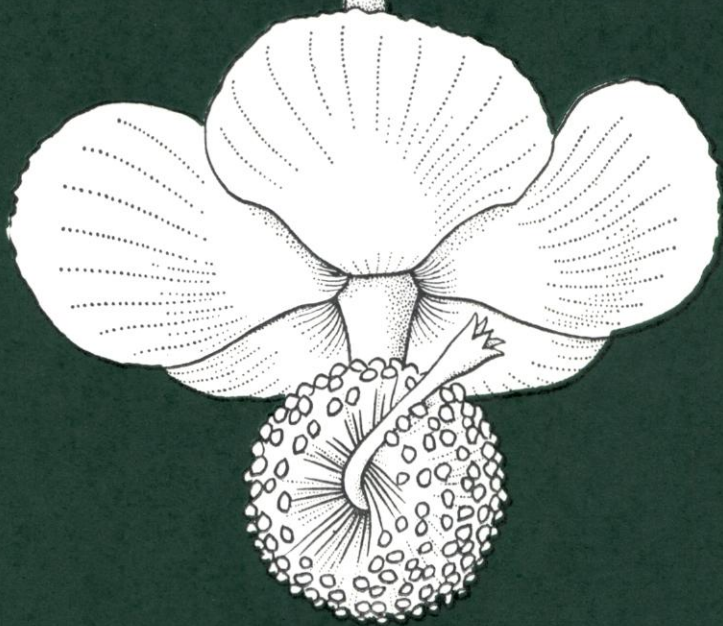


ADANSONIA

Tome X
fasc. 3
1970



MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

ADANSONIA

TRAVAUX PUBLIÉS
AVEC LE CONCOURS
DU CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE
SOUS LA DIRECTION DE

A. AUBRÉVILLE

et

JEAN-F. LEROY

Membre de l'Institut
Professeur Honoraire
au Muséum

Professeur
au Muséum

Série 2

TOME 10
FASCICULE 3
1970

PARIS
LABORATOIRE DE PHANÉROGAMIE
DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
16, rue de Buffon, Paris (5^e)

COMITÉ DE RÉDACTION

A. AUBRÉVILLE : Membre de l'Institut.

Professeur Honoraire au Muséum national d'Histoire naturelle.

E. BOUREAU : Professeur à la Faculté des Sciences de Paris.

F. DEMARET : Directeur du Jardin Botanique national de Belgique.

A. EICHHORN : Professeur à la Faculté des Sciences de Paris.

P. JAEGER : Professeur à la Faculté de Pharmacie de Strasbourg.

J. LEANDRI : Professeur au Muséum national d'Histoire naturelle.

J.-F. LEROY : Professeur au Muséum national d'Histoire naturelle.

R. LETOUZEY : Maître de Recherches au C.N.R.S.

J. MIÈGE : Directeur des Conservatoire et Jardin Botaniques de Genève.

R. PORTÈRES : Professeur au Muséum national d'Histoire naturelle.

R. SCHNELL : Professeur à la Faculté des Sciences de Paris.

M. L. TARDIEU-BLOT : Directeur de laboratoire à l'E.P.H.E.

J. TROCHAIN : Professeur à la Faculté des Sciences de Toulouse.

M. VAN CAMPO : Directeur de Recherches au C.N.R.S.

Rédacteur en chef : A. LE THOMAS.

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Les manuscrits doivent être accompagnés de deux résumés, placés en tête d'article, l'un en français, l'autre de préférence en anglais; l'auteur ne doit y être mentionné qu'à la troisième personne. Le texte doit être dactylographié sur une seule face, avec un double interligne et une marge suffisante, sans aucune indication typographique. L'index bibliographique doit être rédigé sur le modèle adopté par la revue.

Ex.: AUBRÉVILLE, A. — Contributions à l'étude des Sapotacées de la Guyane française, *Adansonia*, ser. 2, 7 (4):451-465, tab. 1 (1967).

Pour tous les articles de taxonomie il est recommandé aux auteurs de préparer leur index en indiquant les synonymes en *italiques*, les nouveautés en **caractères gras** et les noms d'auteurs des différents taxons.

Le format des planches doit être de 16 × 11 cm après réduction. Les figures dans le texte sont acceptées.

Les auteurs reçoivent gratuitement vingt-cinq tirés à part; le supplément qu'ils doivent indiquer s'ils le désirent sera à leurs frais.

Toute correspondance ainsi que les abonnements et les manuscrits doivent être adressés à :

ADANSONIA

16, rue Buffon. Paris V^e — Tél. : 402. 30-35

Prix de l'abonnement 1969 : France et Outre-Mer : 50 F

Étranger : 60 F

C.C.P. Paris 17 115 84

SOMMAIRE

AUBRÉVILLE, A. — A propos de la spéciation dans les forêts tropicales humides. Les genres mono- ou paucispécifiques	301
LEANDRI, J. — Croton malgaches	309
HEINE, H. et HALLÉ, N. — Une Rubiacée des îles Mascareignes à feuilles ornementales : <i>Enterospermum borbonicum</i> (E. G. et A. Henderson) N. Hallé et Heine	315
RAYNAL, A. — Un nouveau <i>Rhamphicarpa</i> (<i>Scrophulariaceae</i>) d'Afrique centrale	329
CAVACO, A. — <i>Leroyia</i> , nouveau genre de <i>Rubiaceae</i>	333
SLEUMER, H. — Révision du genre <i>Tisonia</i> Baill. (Flacourtiacées)	339
THANIKAIMONI, G. — Pollen morphology, classification and phylogeny of <i>Palmae</i>	347
BOSSER, J. — Contribution à l'étude des <i>Orchidaceae</i> de Madagascar, XIV. Le genre <i>Lemurella</i> Schltr.	367
JACQUES-FÉLIX, H. — Le genre <i>Maesa</i> en Guinée; description d'une espèce nouvelle.	375
PELTIER, M. — Deux espèces nouvelles de <i>Crotalaria</i>	381
HLADIK, A. — Contribution à l'étude biologique d'une <i>Araliaceae</i> d'Amérique tropicale : <i>Didymopanax morototoni</i> (Aublet) Decaisne et Planchon. Étude particulière de la variabilité morphologique foliaire.	383
BOURREIL, P. — Réflexions sur l'écologie, la morphogenèse et l'évolution fondées sur la culture d' <i>Aristida rhiniochloa</i> , Graminée tropicale africaine	409
VILLIERS, J. F. — Une nouvelle espèce du genre <i>Chlamydocarya</i> (Icacinacée) en Afrique.	429

DATE DE PUBLICATION DU FASC. 2, 1970 : 29 JUILLET 1970

La publication d'un article dans Adansonia n'implique nullement que cette revue approuve ou cautionne les opinions de l'auteur.

A PROPOS DE LA SPÉCIATION DANS LES FORÊTS TROPICALES HUMIDES LES GENRES MONO- OU PAUCISPÉCIFIQUES

par A. AUBRÉVILLE

RÉSUMÉ : On s'étonne de l'existence, à l'intérieur d'un mégabiotop stable comme celui de la forêt dense humide guinéo-congolaise, de genres mono-ou paucispécifiques voisinant avec des genres multispécifiques. VAN STEENIS suggère en Malaisie pour les premiers une origine évolutive par bonds, analogue à celle des phénomènes tératologiques.

Dans la forêt africaine, certains genres monospécifiques ne sont en réalité que des termes isolés de séries évolutives bien définies. D'autres ne sont que des cas d'isolement géographique d'espèces à la limite extrême des aires génériques extrafricaines. D'autres genres monospécifiques, très isolés morphologiquement et géographiquement pourraient n'être que les rares représentants en Afrique de genres éteints. Dans tous ces cas il s'agit de problèmes d'histoire géographique des flores plutôt que de problèmes d'évolution phylétique.

Dans d'autres cas on pourrait mettre en cause une très faible potentialité évolutive de genres anciens. Il est certain que de nombreux genres monospécifiques en Afrique y ont une très faible possibilité évolutive, alors que dans d'autres pays, au contraire, leurs espèces endémiques prolifèrent. Le problème génétique de ces genres endémiques à haute concentration spécifique est aussi intéressant et mystérieux que celui des genres monospécifiques. Il est douteux que les conditions écologiques soient déterminantes.

La distribution désordonnée des espèces et des genres dans la forêt tropicale humide donne matière à réflexion et hypothèses aux taxonomistes, écologistes et généticiens. Parmi les publications récentes je relève aujourd'hui deux études intéressantes de A. FEDOROV et de C.G.G.J. VAN STEENIS¹.

L'hétérogénéité de cette forêt résulte du très grand nombre des espèces qui s'y disputent l'espace, du mélange intime de leurs individus, puis aussi de la grande variabilité de la densité spécifique des genres. On constate une considérable disproportion entre genres comptant des dizaines d'espèces (parfois des centaines) et genres oligospécifiques. Que des genres dans le milieu stable, peu perturbé, conservateur, de la forêt dense humide, vraisemblablement favorable à la spéciation, aient donné naissance depuis le crétacé ou l'ère tertiaire, à de multiples formes spécifiques, cela n'étonne pas, mais que l'on rencontre près d'eux des genres

1. FEDOROV. — The structure of the tropical rain forest and speciation in the humid tropics. *J. Ecol.* 54 : 1-11 (1966).

VAN STEENIS. — Plant speciation in Malesia with special reference to the Theory of non-adaptive, salvatory Evolution. *Biol. J. Linn. Soc.* 1 : 97-133 (1969).

monospécifiques, des espèces morphologiquement isolées, ce fait, très répandu, pose des problèmes phylétiques au botaniste curieux. VAN STEENIS leur accorde une grande importance dans son étude sur la spéciation. Toute explication d'évolution divergente adaptative est hors de question dans ce mégabiotope homogène, non plus que celles de style néo-darwinisme avec ses très graduelles petites mutations successives, précisément parce qu'il s'agit d'espèces rigoureusement isolées phylétiquement, au passé inconnu. VAN STEENIS est alors tenté par l'hypothèse d'une évolution hologénétique par bonds, à la lumière des phénomènes tératologiques.

Cela m'a incité à me pencher une nouvelle fois sur la flore guinéo-congolaise, où l'on est en présence de faits semblables à ceux signalés dans la flore malaise par les deux auteurs précités. Et d'abord sur la sous-famille des Césalpinioïdées qui dans cette flore humide africaine est aussi caractéristique que la famille des Diptérocarpacées l'est dans les forêts du sud-est asiatique, avec des différences cependant. Les Césalpinioïdées africaines sont en effet génériquement excessivement divisées, beaucoup plus que les Diptérocarpacées. Dans une récente révision pour la « Flore du Gabon »¹ qui est la plus riche dans ce groupe de tout le massif forestier guinéo-congolais, j'ai en effet compté 62 genres et 175 espèces. Le plus grand genre, *Gilbertiodendron*, n'est représenté que par 17 espèces. La plupart des genres sont donc pauci-spécifiques, et on compte une vingtaine de genres monospécifiques. Le cas posé est donc assez différent de celui étudié par VAN STEENIS en Malaisie, mais il mérite qu'on lui apporte aussi une certaine attention. Le degré d'isolement de tous ces genres monospécifiques est en effet très variable et doit être interprété différemment selon que des liaisons phylétiques évidentes apparaissent avec des genres voisins ou qu'au contraire il s'agisse d'un isolement total vrai.

Dans la forêt africaine humide l'isolement de la plupart de nos espèces de Césalpinioïdées est très relatif. J'ai montré, dans la note citée en référence, que beaucoup de Césalpinioïdées camerouno-gabonaises pouvaient être groupées en quelques séries naturelles phylétiques et taxonomiques, bien définies, chacune comprenant plusieurs genres évidemment apparentés; en quelque sorte des rameaux courts de l'arbre généalogique. Le processus de l'évolution des Césalpinioïdées apparaît manifestement, dans les séries à nombreuses espèces, tantôt par la réduction du nombre des pétales, tantôt par celle du nombre des étamines, avec une tendance vers la zygomorphie, ou leur avortement, tantôt par les transformations des diaspores. Les paliers de stabilité momentanée de l'évolution sont bien marqués, avec des nombres fixes de 5, ou 3, ou 1, ou 0 pétales, de 10,

1. AUBREVILLE. — Flore du Gabon. Légumineuses Caesalpinioïdées. 362 p. (1968).
AUBREVILLE. — Les Césalpinioïdées de la flore camerounogabonaise. Considérations taxinomiques, chorologiques, écologiques, historiques et évolutives. Adansonia, sér. 2, 8 (2) : 147-175 (1968).

ou 9 + 1, ou 5, ou 2 étamines. Chaque genre est un terme de la série évolutive. Les genres monospécifiques n'en sont que des termes particuliers, à isolement très relatif.

Citons :

Hylodendron, *Pterygopodium* dans le groupe *Copaïfera*, distingués par des fruits ailés;

Lebruni dendron dans le groupe *Cynometra*;

Neoechevalierodendron dans le groupe *Hymenoslegia*;

Paraberlinia, *Oddoni dendron* dans le groupe *Berlinia*;

Librevillea dans le groupe *Monopetalanthus*;

Paramacrolobium dans le groupe *Anthonotha*.

Il s'agit donc de termes évolutifs et de divisions taxonomiques dans un processus d'évolution normal.

Il existe d'autres genres monotypiques qui ne sont que des cas d'isolement géographique, d'espèces à la limite extrême des aires génériques.

Swarzia. — Genre américain. Type primitif quant au grand nombre indéfini des étamines, mais évolué quant à la réduction de la corolle à 1 seul grand pétale. Espèce disjointe de l'aire américaine, isolée sur le continent africain (plus une espèce écophylétique des savanes boisées).

Sindora. — Genre indo-malais. Espèce confinée à la mangrove et la forêt littorale gabonaise. Espèce très évoluée à 1 pétale et 2 étamines fertiles, sans correspondant africain.

Erythrophleum. — Genre paléotropical primitif, relique probable de l'ancienne flore panafricaine sèche.

Ces cas ressortissent à ceux d'autres genres plurispécifiques qui sont pluricontinentaux, tels *Copaïfera*, *Guibourtia*, néotropicaux; *Cynometra*, *Dialium*, pantropicaux; *Afzelia*, paléotropical. Ils soulèvent des problèmes d'histoire des flores, mais non d'évolution phylétique spéciale à l'Afrique. Les liaisons anciennes avec les aires principales extra-africaines sont certaines.

Mais tous ces cas, que nous venons d'examiner, étant exclus il reste encore dans la flore guinéo-congolaise des Césalpinioïdées d'autres genres monospécifiques, véritablement isolés taxonomiquement et donc phylétiquement. Nous rejoignons la question évoquée par VAN STEENIS. Citons parmi les grands arbres :

Distemonanthus. — Cassiée monospécifique, très répandue, à l'aire atlantique c'est-à-dire limitée exactement à la forêt guinéo-congolaise.

Amphimas. — Genre bispécifique (2 espèces vicariantes), si isolé que l'on en a fait le type d'une tribu monogénérique (*Amphimantées*) (pétales laciniés, fruit ailé). Essentiellement guinéo-congolais.

Stemonocoleus. — Cynométrée monospécifique, très évoluée (pétale 0, 4 étamines soudées formant demi couronne, fruit ailé). Guinéo-congolaise.

Peut être quand le genre *Augouardia*, monospécifique également, sera mieux connu pourra-t-on l'associer au *Stemonocoleus*.

Sindoropsis. — Cynométrée endémique gabonaise, ayant des affinités avec le *Sindora* indo-malais.

Duparquetia. — Cassiée lianoïde. Aire atlantique. Fleur zygomorphe très évoluée.

Les tribus des Dimorphandrées et des Swartziées sont surtout américaines. Il est remarquable que leurs genres africains sont le plus souvent monospécifiques.

Pachyelasma. — Le plus grand arbre africain guinéo-congolais. Genre primitif.

Stachyothrysus. — Guinéo-congolais à 1 (-3?) espèces.

Chidlovia. — De la Sierra Leone au Ghana seulement.

Baphiopsis. — Swartziée transafricaine polymorphe, de la Tanzanie au Cameroun. Espèce primitive vu l'irrégularité de sa structure florale (6 pétales, 13-18 (-41) étamines). Calice à lobes irréguliers.

Mildbrædodendron. — Swartziée dont l'aire est limitée à la périphérie orientale du massif forestier guinéo-congolais, ce qui laisse supposer une aire originellement centrafricaine. Espèce primitive (sépalés à 3 lobes), pétale 0, étamines 12-18). A rapprocher du genre *Cordyla*, paucispécifique, relique des anciennes forêts sèches de l'Afrique, qui ne pénètre pas le massif guinéo-congolais.

Il reste à souligner les cas de deux genres monospécifiques primitifs de la tribu des Amherstiées et d'un genre austral du groupe *Copaïfera*:

Polystemonanthus. — Connu seulement de la Côte d'Ivoire. L'espèce la plus primitive des Amherstiées africaines avec ses très nombreuses étamines.

Englerodendron. — Espèce hexamère de l'Afrique orientale (6 sépalés, 6(-7) pétales, 6 étamines et des staminodes).

Colophospermum. — Espèce largement répandue dans l'Afrique australe sèche (pétale 0, 20-25 étamines).

En nous limitant aux Césalpinioïdées nous trouvons donc de nombreux exemples de genres monospécifiques nettement isolés phylétiquement. Les rameaux phylétiques auxquels ils ont appartenu sont inconnus. Peut-être ont-ils disparu. Les liaisons entre la flore guinéo-congolaise actuelle aujourd'hui isolée par les océans et les déserts et les flores néotropicales et paléotropicales ont évidemment existé à l'ère tertiaire. Il en subsiste de nombreuses traces. Pour la seule sous-famille que nous venons d'examiner, nous avons relevé plusieurs genres inter-

continentaux en nous limitant à ceux qui sont monospécifiques en Afrique. Outre ces liaisons intercontinentales remontant au tertiaire ou en deçà, il en est d'autres qui marquent aussi une interpénétration entre une flore sèche africaine primitive et la flore guinéo-congolaise, tels que *Mildbrædodendron*, *Cordyla*, *Ajzelia*, *Erythrophleum*.

Ces constatations nous conduisent à nous demander si tous les isolements actuels ne sont pas dus à la disparition des termes d'anciennes lignées tertiaires ou même plus anciennes, extinction consécutive aux changements intervenus dans la distribution géographique des terres, des océans, des climats. Ils seraient surtout des cas d'isolement géographique.

L'isolement taxonomique marqué est en effet fréquemment corrélatif de l'isolement géographique. Le systématicien quand il entreprend des révisions à l'échelle des familles et, qu'édifiant des clés de genres, il se propose d'y placer des genres d'espèces introduites, étrangères à sa dition, se rend compte des grandes différences taxonomiques qui souvent séparent ces genres allochtones de la flore autochtone. D'où cette impression que dans une flore régionale, des genres monotypiques, systématiquement éloignés des genres autochtones de la même famille, pourraient provenir d'une région très lointaine ou être des vestiges d'une flore ancienne éteinte.

Le problème des genres paucispécifiques isolés en Afrique ne serait pas un problème d'évolution phylétique, mais surtout un problème d'histoire géographique des flores, avec ses extinctions et ses vestiges d'aires.

Lorsque nous avons étudié la famille des Burséracées dans la « Flore du Gabon », nous avons cherché quelles pouvaient être les affinités d'origine, africaine ou extrafricaine, du genre monotypique *Aucoumea*, pratiquement endémique au Gabon, dans une aire maritime relativement restreinte. Aucun genre connu n'en approche. L'espèce *A. Klaineana* est proliférante, à graines ailées, à croissance rapide, envahissant les espaces découverts, terrains de culture abandonnés; elle progresse dans la forêt en suivant les talus des routes. Son expansion anthropogénique est relativement récente, car elle n'a pas encore pénétré tout l'intérieur du Gabon ni, plus loin encore, le Cameroun (à peine) et le Congo voisins. Son habitat gabonais d'origine n'est pas la forêt primitive¹; il m'a semblé qu'il pouvait être — d'après certaines observations sur le terrain — des terres marécageuses exondées du littoral, où l'espèce trouve des conditions écologiques favorables d'eau et de lumière. Le rapprochement se fait alors avec d'autres espèces endémiques gabonaises qui ont le même habitat marécageux, la Légumineuse *Sindora Klaineana* et la Ctélonophonacée *Ctenolophon Engleriana*, représentant deux genres indo-malais et dont la présence sur la côte gabonaise ne s'explique que par des considérations biopaléontologiques que j'ai exposées ailleurs². De là à supposer que le

1. AUBRÉVILLE. — L'Okoumé. Richesses et misères des forêts de l'Afrique-Noire française (1948).

2. AUBRÉVILLE. — Essais sur la distribution et l'histoire des Angiospermes tropicales dans le monde. *Adansonia*, ser. 2, 9 (2) (1969).

genre *Aucoumea* a eu lui aussi une origine aussi lointaine dans le temps géologique et l'espace, que celles des deux genres précités, il se glisse une tentation de l'esprit. La différence écologique entre ces trois genres est que deux demeurent confinés à la côte gabonaise, tandis que *Aucoumea*, de par son tempérament d'espèce de lumière vigoureuse et ses graines ailées, a aujourd'hui une aire en expansion rapide vers l'intérieur, progression due aux défrichements des populations d'agriculteurs.

Il reste encore une autre explication possible à la présence de ces genres monotypiques phylétiquement fixés, c'est de mettre en cause une faible potentialité évolutive qui les fait apparaître comparativement primitifs à l'intérieur des grandes communautés des familles auxquelles ils appartiennent. Nous pensons ici à ceux des Swartziées et Dimorphandrées exclusivement africains puis à ces trois genres d'Amherstiées et de Cynométrées que nous avons indiqués plus haut.

A ces suggestions, il est probable qu'aucune réponse ne peut être et ne pourra jamais être donnée. Elles ne s'opposent pas aux hypothèses de VAN STEENIS sur une conception évolutive par bonds, qui peuvent également expliquer la création de genres monospécifiques très isolés sans que se retrouvent sur place les séries qui ont pu les précéder.

Les voies de l'évolution furent diverses.

Remarquons que plusieurs genres qui ont été incontestablement séparés de leurs aires d'origine extra-africaine, depuis vraisemblablement les dislocations antétertiaires, n'ont pas ou très peu évolué sur la terre africaine, tels que *Sindora*, *Swartzia*, et même *Crudia* (plusieurs espèces affines).

Cette observation peut s'étendre en dehors des Légumineuses à beaucoup de genres monotypiques en Afrique. Citons parmi les groupes néotropicaux¹ : *Sacoglottis* (7-1), *Erismadelphus* (de la famille américaine des Vochysiacees), qui n'est représenté en Afrique que par 1(-2) espèces, *Heisteria* (40-2(-3)). Parmi les groupes paléotropicaux : *Clenolophon* (3-1), *Tarrielia* (10-2), *Melia* (12-1), *Canarium* (75-1 (-2)). Parmi les groupes malgaches : *Symphonia* (16-1), *Mammea* (21-1).

La même remarque peut être faite pour des genres plutôt caractéristiques en Afrique des forêts sèches : par exemple, *Andira* (30-1), *Annona* (110-2), *Prosopis* (40-1).

Ces genres « émigrés » en Afrique y témoignent d'une sécheresse phylétique certaine, fait qui s'oppose à la vitalité de certaines de leurs espèces qui peuvent se répandre et se multiplier vigoureusement, telle l'unique espèce de *Sacoglottis*, *S. gabonensis*, qui constitue des peuplements importants dans les régions maritimes du Cameroun et du Gabon, et *Aucoumea Klaineana*.

Deux exemples remarquables de genres monospécifiques très individualisés, dont la position systématique reste indécise, mais qui aujourd'hui

1. Entre parenthèses, le premier chiffre indique le nombre des espèces dans l'aire d'origine extra-africaine, le second le nombre des espèces africaines.

d'hui sont attribués généralement à la famille des Ochnacées, concernent deux espèces de grands arbres, *Lophira alata* et *Testulea gabonensis*. Le premier est guinéo-congolais, à fleurs régulières aux multiples étamines. Il est doublé d'une espèce vicariante *L. procera*, ou mieux écophylétique, arbuste qui succède à la précédente dès les lisières forêt-savane, dans une aire trans-africaine soudanienne. Toutes deux exubérantes et très abondamment répandues. Le second arbre, *Testulea gabonensis*, est endémique gabonais, rare, de la forêt primitive; les fleurs sont remarquablement zygomorphes, avec une unique étamine et une colonne de staminodes. Aucun autre genre d'Ochnacée de la flore africaine, ni d'ailleurs, ne peut être rapproché — à notre connaissance — de ces deux genres.

De tels exemples peuvent être aisément multipliés : la pauvreté évolutive s'accompagne aussi bien d'une vitalité spécifique médiocre qu'à l'opposé d'une vitalité exubérante.

L'observation que nous avons faite de représentants isolés en Afrique et évolutivement figés de genres ayant fait preuve dans d'autres continents d'une prolifération évolutive remarquable, mérite que l'on s'y attarde. Ces genres ont-ils trouvé hors d'Afrique des conditions particulièrement favorables à une activité phylétique, et quelles peuvent être ces conditions qui ne sont vraisemblablement pas d'ordre écologique? Le problème des genres multispécifiques endémiques ou spécialement concentrés dans quelques régions est aussi curieux que celui des genres monospécifiques. Reprenons par exemple, celui des deux genres de Guttifères à Madagascar : *Symphonia* (16 espèces) et *Mammea* (21 espèces). Le premier n'est représenté en Afrique et en Amérique que par une seule espèce (*S. gabonensis*), caractéristique des forêts marécageuses, dans une aire considérable. Le second, grand arbre de la forêt dense humide n'a qu'un représentant en Afrique et 1 (-2) aux Antilles.

HUMBERT a déjà signalé cette multiplication remarquable de certains genres à Madagascar, qui rend difficile la séparation de leurs espèces étroitement apparentées et endémiques très locales. Cette apparente octogenèse devrait-elle être liée au fait d'une flore très anciennement en place, n'ayant jamais été perturbée par des changements bioclimatologiques?

Pourquoi cette concentration extraordinaire de genres et d'espèces d'Ericacées dans la flore du Cap, alors que d'autres espèces d'Ericacées sont sporadiques et dispersées à travers l'Afrique jusqu'en Europe. En Afrique tropicale elles n'ont dans les hautes montagnes qu'un caractère résiduel que ne peut complètement dissimuler leur abondance locale. Ces mystères de l'activité génétique des taxons sont à peine abordés et présentement on ne peut qu'en faire observer quelques aspects inexploqués.

CROTON MALGACHES

par J. LEANDRI

RÉSUMÉ : Dans le dernier tome de cette Revue (9-4, 1969), nous avons décrit une espèce du sous-g. *Eluteria* (L.) Griseb. (feuilles 3-5-plinerves, sans éclat métallique en dessous, pétales ♀ bien développés). D'autres *Croton* malgaches voisins ont des pétales ♀ rudimentaires ou absents (sous-gr. *Croton*, sect. *Croton*), mais parmi eux, le *C. regeneratrix* se rapproche beaucoup des *Eluteria*; d'autres ont encore des feuilles dentées (*C. betiokensis*, Adans., 10-1, 1970), etc..., tandis que le reste a des feuilles entières : *C. Guerelae*, *C. ihosiana* (Adans., 9-4, 1969), *C. Boileaui* décrit ci-après, etc... Les deux autres espèces ici décrites sont très différentes (groupe des espèces du Sud à petites feuilles à éclat métallique en dessous, devenant alternes sur les ramilles développées, et à grappes courtes).

SUMMARY : In the last volume (9-4, 1969) of *Adansonia*, we described a Malagasy species of this genus belonging to subg. *Eluteria* (L.) Griseb. (3-5-plinerved leaves, without metallic scales beneath, ♀ petals developed). Other species differ by ♀ petals lacking or rudimentary (subg. *Croton*, sect. *Croton*) with the intermediate *C. regeneratrix*. With toothed leaf margins, we have *C. betiokensis* (Adans., 10-1, 1970) and other ones. Without toothed leaf margins are *C. Guerelae* and *C. ihosiana* (Adans., 9-4, 1969) and *C. Boileaui* described hereafter. Two other species here belong to the group of South Madagascar with leaves little, alternate when grown-up, metallic-shining beneath, short racemes.

***Croton Aubrevilecta* J. Leand., sp. nov.**

Frutex dumosus cinereo-squamosus, ramis pseudo-dichotomis divaricatis, cortice fusco-cinereo pilis squamosis primum tectio. Folia alterna, apice ramulorum subopposita vel conferta. Stipulae minimae; petiolus cylindricus 4-5 mm longus; glandulae petiolares superiores, parvae, contiguae. Lamina elliptica 10-20 × 5-6 mm, supra dilute viridis, subter cinereo-nitens; nervus princeps supra depressus, subter prominens; margo leviter involuta. Racemi bisexuales, nonnunquam ♂, angulo bifurcorum orti, 1-2 cm longi, flore ♀ vulgo unico inferiore; ♂ fere 6; omnibus breviter bracteatis et bracteolatis. Flos ♂ fere 4 mm diam., sepalis 5 concavis intus glabris; petalis tenuibus angustis margine ciliatis, staminibus vulgo 10, filamentis glabris, antheris valde arcuatis 1,2 mm; fundus floris parum pilosus. Flos ♀ masculo major, calycis lobis longioribus, angustioribus; intus parte superiore pilosis; disco carnoso, crasso, sublobato. Ovarium sphaericum 2-3 mm diam., squamis 0,2 mm tectum; styli 3-4-er divisi, centro connati, breves, carnos. Fructus evolutus oblongus, 7-8 × 5-6 mm, calyce stylisque persistentibus parum auctis.

TYPE : *Cours 4641*, fl. ♂ et ♀ (Holotype P).

Madagascar (Sud-Ouest).

Écorce couverte de poils écailleux à centre plus foncé; fissurée sur

les rameaux plus âgés. Feuilles jeunes rapprochées par paires, les adultes alternes, espacées, 2-3 sur chaque article, qui se termine par une grappe dans l'angle d'une bifurcation, grappe qui tombe après la fructification en laissant l'apparence d'une dichotomie.

Feuilles à stipules peu visibles; pétiole faiblement canaliculé en dessus, de $4.5 \times 0.5-0.8$ mm, couvert d'écailles grises luisantes; glandes supérieures rondes, plates, à peine plus grandes que les écailles, brun-orangé, atteignant 0,4 mm de diamètre. Limbe arrondi, parfois apiculé en arrière ou émarginé au sommet, subarrondi, presque en coin à la base, couvert en dessous de poils écailleux plus ou moins ferrugineux au centre; nervures secondaires invisibles; marge légèrement relevée, la face inférieure écailleuse tendant à déborder sur les bords.

Grappe de 10-20 mm de long. Bractées et bractéoles triangulaires, les premières concaves, les secondes plus étroites, charnues, couvertes de poils écailleux, un peu plus courtes que les pédicelles (les ♂ de 1 mm, les ♀ de 1,5).

Bouton ♂ sphérique, de 3 mm environ de diamètre, couvert, ainsi que le pédicelle, de poils écailleux contigus. Fleur ouverte de 4 mm; 5 pétales minces, obovales, assez étroits; 10 étamines (ou un peu + ou —); filets faiblement renflés, glabres vers la base.

Fleur ♀ couverte en dehors de poils écailleux de 0,2 mm de diamètre; lobes du calice glabres en dedans à la base, mais pubescents vers le haut. Disque peu nettement lobé, les lobes épispéales. Ovaire sphérique de 2-3 mm de diamètre, entièrement couvert d'écailles de 0,2 mm environ; styles charnus courts (un peu plus de 1 mm), 3-4 fois divisés, la première fois presque dès la base, connés au centre.

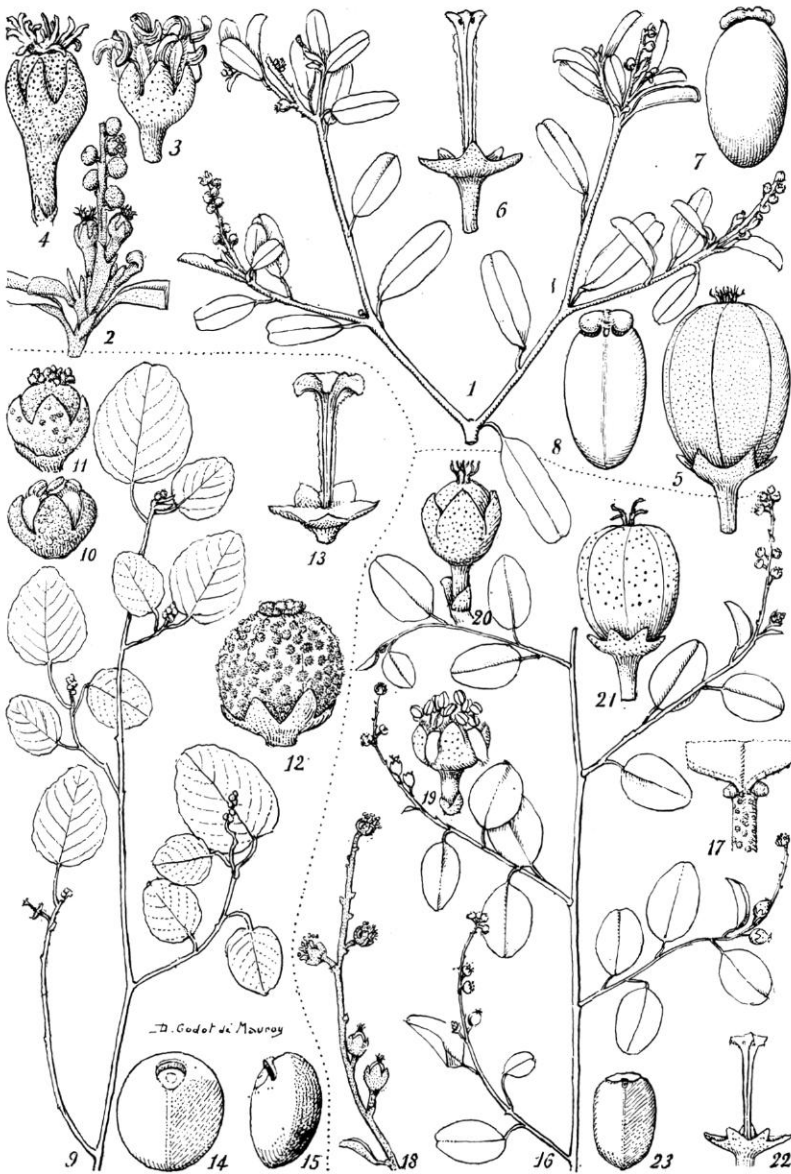
Fruit mûr (*R. Capuron leg.*, *SF 28542*) accompagné du calice persistant et des styles persistants peu accrus.

Si l'on ne tient pas compte de certaines localités très probablement données par erreur¹, cette espèce est propre à l'extrême sud, de l'ouest de Fort-Dauphin aux abords du lac Tsimanampetsa, où elle a été récoltée par le Professeur A. AUBRÉVILLE, auquel elle est dédiée. Elle semble fleurir à partir de septembre et peut-être une seconde fois en février, avec des fruits à partir de décembre.

Croton Chauvetiae J. Leand., *sp. nov.*

Frutex odoratus, parum densus, fere 2 m altus, ramulis gracilibus. Cortex primum squamosus argenteo-punctatus, denique glaber, fuscus, rimosus. Folia alterna ad apicem ramulorum subopposita; stipulae minimae; petiolus supra canaliculatus, squamis nitidis tectus, $5-6 \times 0.6-0.8$ mm, apice supra glandulis 2 remotis, 0,25 mm altis et latis, a latere squamosis, supra glabris flammeis munitus; lamina ovata apice basique rotundata, dorso margineque squamosa, superne pilis stellatis vel cristatis minimis tecta, $2 \times 1,2$ cm, nervis parum conspicuis, nervo primario dorso prominenti excepto.

¹ 1. Didy, dans la forêt orientale.



Pl. 1. — *Croton Aubrevilecta* : 1, sommet avec ramilles fleuries, $\times 2/3$; 2, inflorescence, $\times 2$; 3, fleur σ $\times 4$; 4, fleur φ $\times 4$; 5, fruit $\times 3$; 6, columelle après la chute des graines $\times 3$; 7, graine vue externe, $\times 3$; 8, vue interne, $\times 3$. — *C. Boiteaui* : 9, sommet $\times 2/3$; 10, bouton σ $\times 4$; 11, fleur φ $\times 4$; 12, jeune fruit $\times 3$; 13, columelle après la chute des graines $\times 3$; 14, 15, graine, vue interne et latérale, $\times 3$. — *C. Chauvetiae* : 16, ramilles $\times 2/3$; 17, sommet du pétiole et base du limbe $\times 4$; 18, inflorescence $\times 2$; 19, fleur σ $\times 4$; 20, fleur φ $\times 4$; 21, fruit $\times 3$; 22, columelle après la chute des graines $\times 3$; 23, graine, face interne, $\times 3$.

Racemi terminales, ad 2 cm longi, primum ad apicem ♂, denique basi ♀. Flores ♂ fere 10-12, ♀ vulgo 2, racemo parvo laterali ♂ nonnunquam basi adjuncto. Flores pedicellati, bractea bracteolisque 2 triangulis muniti; ♂ 3-4 mm diam.; calyce 5-lobo, lobis usque ad medium distinctis, extra squamosis, margine hyalino; petalis tenuibus, sepalis longioribus, oblongis, apice ciliatis; staminibus fere 10 perianthium superantibus, antheris orbicularibus; disco parum distincto, floris fundo parum piloso. Flos ♀ pedicello robustiore, sepalis oblongo-concavis, margine ciliis longis munito; fundo crasso, disco parum prominenti; ovario sphaerico squamoso; stylis erecto-undatis, a basi bifurcatis. Fructus oblongus 6 mm (an maturus?), calyce stylisque persistentibus haud auctis.

TYPE : M^{me} F. Chauvel 273 (fl. ♂ et ♀, fr. Holotype P).
Madagascar (Sud-Ouest).

Arbrisseau, à odeur aromatique agréable, à ramilles plus ou moins divergentes. Écorce brune, d'abord couverte d'écailles brillantes à point ferrugineux central. Stipules, peu distinctes des écailles. Pétiole cylindrique, canaliculé dessus; deux glandes munies d'écailles, sauf la tranche supérieure orangée glabre, ombiliquée. Limbe parfois très faiblement émarginé, couvert sur la face supérieure, de petits poils très courts en étoile ou en touffe, de rameaux courts et peu nombreux partant du même point, cette face vert clair. Nervure principale déprimée dessus, en relief dessous; nervures secondaires 2-3 de chaque côté, plus visibles sur la face supérieure.

Grappe formant d'abord des fleurs ♂, 10-12, vers le sommet, puis s'allongeant jusqu'à 2-3 cm et développant les fleurs ♀ de la base après la chute des ♂ (2 fl. ♀ en général); parfois une petite grappe ♂ latérale près de la base de la grappe bisexuée, et les 2 feuilles axillantes non opposées. Fleur ♂ sur un pédicelle de 2-3 mm, couverte en dehors d'écailles à point central ferrugineux; pétales très fins, dépassant les lobes du calice, oblongs, un peu élargis vers le sommet, portant d'assez longs cils au sommet; filet grêle, non renflé à la base; anthère à peu près circulaire, de 0,6 mm environ; fond de la fleur à peine poilu. Fleur ♀ à pédicelle plus court et plus robuste (1-2 × 1-1,5 mm); sépales comme les ♂, mais plus oblongs et plus concaves, de 2 × 1,5 mm, à marge assez longuement ciliée; fond de la fleur très charnu avec disque pentagonal peu marqué. Ovaire sessile sphéroïdal de 2-3 mm, couvert d'écailles de 0,3-0,4 mm à centre ferrugineux; styles de 1,2-1,5 mm, divisés seulement une fois presque dès la base, non connés au centre. Fruit (mûr?) oblong, de 6 × 5 mm environ, porté par un pédicelle de 3 mm et accompagné du calice plus ou moins étalé non accru et des styles persistants non accrus, couvert d'écailles atteignant 0,5 mm.

Cette espèce semble propre à la région de Tuléar, où elle a été trouvée près du poteau kilométrique 30 de la route de Tananarive (F. Chauvel 273), sur les calcaires de la Montagne de la Table (Keraudren 551), dans les gorges du Fiherenana (Keraudren 670) et près de la station vétérinaire de Befanamy (Keraudren 723). Elle semble fleurir et fructifier en février-mars.

Chez cette espèce à limbe mince des calcaires secs, l'adaptation xérophile ne se traduit pas par la présence de tissus charnus, mais la protection de la face supérieure de la feuille est assurée par un indument très court mais très serré de petits poils en touffe ou étoilés qui complète la couverture de la face inférieure par le bouclier de poils écailleux commun à de nombreuses espèces de ce groupe.

Croton Boiteaui J. Leand., *sp. nov.*

Frutex foliis luce metallico repercusso destitutis, ramulis flexuosis tenuibus, partibus junioribus pubescentibus simul ac pilis squamatis munitis, cortice glabrescente fusco-violaceo. Folia ad apicem ramulorum opposita vel subconferta; stipulae minimae; petiolus cylindricus superne canaliculatus, pilis squamosis simul ac stellatis dense tectus, glandulis 2 sessilibus carnosus cupulatis; lamina ovata ad 3×2 cm, nonnunquam subcordata, apice attenuato-rotundata emarginata, superne mediocriter viridis pilis minimis ramosis (ramis plus minusve longis), subter cinereo-viridis, tomentosa, pilis stellatis et squamosis, praecipue in nervis ferrugineis tecta; nervus princeps superne depressus, subter prominens; secundariis utroque latere 4-5, inferiore basilari.

Racemi subterminales, bisexuales, 1-2 cm longi, floribus ♂ vulgo 6-7 superioribus, ♀ unico basilari. Alabaster ♂ sessilis, globoso-depressus, 2,5 mm, sepalis 5 triangulis usque ad medium calycis liberis, extra sicut petiolus tectis, intus glabris, in longum vulgo 3-nervatis; petalis 5 tenuibus, spatulatis margine tenuiter ciliatis; disco indistincto; staminibus 9-10 antheris orbicularibus, loculis arcuatis ab apice divergentibus; pilis ad imum paucis. Flos ♀ sessilis ♂ major (3,5 mm), sepalis oblongis margine ciliatis intra pubescentibus; petalis nullis; disco albido circumducto; ovario sphaerico 2-mm pilis stellatis et squamosis hirto; stylis satis crassis, fuscis, 1 mm longis semel divis. Fructus oblongus 6-7 \times 5-6 mm, pedicello ad 2-3 mm aucto, sepalis persistentibus, mediocriter auctis, patulis (5 mm diam.); valvis 3 fere ad imum in 2 divis, 6 mm longis, 2 \times 4 mm latis, indumento persistente; columella gracili 3-furcata; semine sphaerico-complanato-obtusangulato, laevi subviridi-lubrico, fere 5 \times 4 mm, extra prope margines intra in medium in longum sulcato, caruncula parva tenui.

TYPE : *Boileau* (I.M.R.A.)¹ 384, boutons ♂, fr. (Holotype P). Fl. ♀ : *Bosser* 4107, 4109.

Madagascar (Sud-Ouest).

Ramilles, parfois en fausse dichotomie, mais pas toujours. Parties jeunes pubescentes, avec des poils étoilés ou en touffes, mais présentant aussi des poils écailleux; écorce faiblement crevassée.

Cicatrices foliaires ne se trouvant en position alterne qu'après allongement des ramilles et la chute des feuilles. Stipules très petites, souvent difficiles à distinguer des écailles voisines. Pétiole atteignant rarement 1 cm sur 0,75 mm, couvert d'un feutrage serré de poils étoilés et écailleux entremêlés, 2 glandes sessiles, charnues, cupuliformes ou ombiliquées,

1. Institut malgache de Recherches appliquées, Tananarive.

de moins de 0,5 mm de diamètre et distantes de moins de 1 mm. Face inférieure du limbe à poils étoilés ramifiés dans un plan, parfois écailleux-ferrugineux, surtout sur les nervures. Nervures secondaires 4-5 de chaque côté, moyennement obliques, les 2 inférieures basilaires insérées tout près des glandes.

Fleurs ♂ s'ouvrant, les unes tôt, les autres après la chute des graines. Fleur ♂ non vue à l'anthèse. Sépales 5, couverts des mêmes poils que la face inférieure du limbe, glabres en dedans, où se voient souvent 3 nervures longitudinales. Étamines 9-10, à filets paraissant appelés à devenir longs et fins, à anthères circulaires de 0,6-0,7 mm. Disque ♀ à lobes peu nets. Styles sinueux, plus ou moins connés vers le centre. Fruit accompagné des sépales faiblement accrus, étalés sur 5 mm de diamètre; valves se fendant en long au moment de leur chute, entraînant parfois avec elles la potence porte-graines qui surmonte la columelle grêle persistante; valves conservant l'indument composite de l'ovaire accru. Graine hémisphérique en dehors, en dièdre très ouvert en dedans, verdâtre satinée, marquée en dehors de 2 sillons longitudinaux marginaux et sur le milieu du côté interne d'un fin sillon longitudinal.

Cette espèce, appelée *Fandrambahora* (« charme contre la peur »?) par les Antandroy de Bekily, et *Tolakafotsy* (« blanc quand on le retourne ») par ceux d'Ihotaka, se rencontre dans le « bush » (fourrés) xérophile (BOSSER) et dans des restes de forêt tropophylle (BOITEAU) (où elle n'a peut-être pénétré qu'après la dégradation de la couverture forestière). à la fois à l'ouest et à l'est du pays tandroy, ce qui semble indiquer qu'elle doit exister aussi dans les parties intermédiaires. Elle fleurit et fructifie vers octobre-novembre.

Ses caractères la placent parmi les espèces du genre à feuilles trinerves complètement dépourvues de pétales ♀, même à l'état d'ébauche, à limbe entier, à feuilles généralement opposées au moment où elles sont fonctionnelles; elle se distingue facilement du *C. Bastardii*, qui présente ces caractères, mais qui paraît localisée plus au nord-ouest, par ses styles non en lames lobées, son fruit non induvié, son disque ♂ peu net, ses grappes plus petites et à fleurs bien moins nombreuses.

Laboratoire de Phanégogamie,
Muséum - PARIS.

UNE RUBIACÉE DES ILES MASCAREIGNES A FEUILLES ORNEMENTALES : *ENTEROSPERMUM BORBONICUM*

OBSERVATIONS BOTANIKES, HORTICOLES ET TAXONOMIQUES

par H. HEINE et N. HALLÉ

RÉSUMÉ : Note sur une Rubiacée Ixorée des îles Mascareignes, Réunion et Maurice, restée méconnue jusqu'à nos jours. Du matériel vivant de l'espèce fut connu du monde horticole européen en 1844; elle fut décrite pour la première fois comme *Pavetta borbonica*, mais seulement sous sa forme juvénile et stérile. En 1895, de Cordemoy en décrivit les fleurs et les fruits sous le nom générique d'*Ixora*, créant ainsi un *I. borbonica* Cordem. A l'île Maurice, l'espèce était, depuis 1877, confondue avec une autre, très voisine, alors appelée *Rutidea coriacea* Bak. L'espèce trouve sa vraie place dans le genre *Enterospermum* Hiern, et la nouvelle combinaison *E. borbonicum* est donnée; les différences avec l'espèce voisine *E. coriaceum* (Bak.) Bremek. (1934, = *Rutidea coriacea* Bak., 1877), seulement connue de l'île Maurice, sont précisées. Les auteurs donnent un coup d'œil sur les riches récoltes anciennes des Mascareignes, des collections du Muséum de Paris, et signalent la réapparition de cette belle espèce hétérophylle dans les serres européennes, où, semble-t-il, elle fleurit et fructifie pour la première fois.

SUMMARY : Notes on a hitherto incompletely known taxon of *Rubiaceae* (Sect. *Ixoreae*) native of the Mascarene Islands (Réunion and Mauritius). Living material of this species had been collected before 1844 and subsequently introduced into horticulture in Europe. Its very handsome but sterile juvenile form was inadequately described in horticultural publications under the name *Pavetta borbonica*. In 1895, de CORDEMOY placed the species (known to him with flowers and fruits) in the genus *Ixora* L. On the Island of Mauritius, this species has been confused, since 1877, with another closely allied one, described in that year under the name *Rutidea coriacea* Bak. — The species is now properly recognized as belonging to the genus *Enterospermum* Hiern; the authors accordingly give the new combination *E. borbonicum* and discuss the affinities with its closest relative, *E. coriaceum* (Bak.) Bremek. (1934), only known from Mauritius. Furthermore, they give an account of the ancient gatherings of *E. borbonicum*, particularly well represented in the herbaria of the Muséum National d'Histoire Naturelle in Paris, and report on the recent reappearance of this beautiful heterophyllous species in the greenhouses of Europe, where, as it seems, it has now for the first time produced flowers and fruits.

I. EXPOSÉ DU PROBLÈME DANS SON CONTEXTE HORTICOLE.

M. Marcel LECOUFFLE, éminent horticulteur de Boissy-Saint-Léger (Val-de-Marne), bien connu des orchidéophiles et grand spécialiste des plantes d'appartement et de serre chaude, a introduit, en 1962, une

Rubiacée provenant de l'île de la Réunion, dont la forme de jeunesse est caractérisée par des feuilles remarquablement panachées-marbrées. M. LECOUFLE a très bien réussi à faire prospérer cette belle acquisition dans ses serres, enrichissant ainsi sa collection, et à la multiplier. Pourtant, il s'agissait d'une plante ornementale à feuillage coloré connue de l'horticulture européenne au moins depuis l'« été et automne 1844 », date où elle fit sa première apparition dans le Prix courant n° 16 de l'établissement horticole Louis VAN HOUTTE, à Gand, sous le nom de *Pavella borbonica*, au prix de 25 Fr. (22). On la trouve, par la suite, sous ce même nom dans la littérature horticole du XIX^e siècle, jusqu'à la publication en 1895 de la « Flore de l'île de la Réunion » de E. J. DE CORDEMOY (12), dans laquelle l'espèce a été rattachée au genre *Ixora* L¹.

C'est donc à partir de cette date et jusqu'à ce jour que l'espèce en question porte le binôme d'*Ixora borbonica* Cordemoy dans toutes les publications botaniques et horticoles¹, et c'est également sous ce même nom que M. LECOUFLE a publié, en 1965 (16) un article, accompagné d'une figure en couleurs, sur sa nouvelle acquisition. Après être tombé dans l'oubli, au moins en Europe, depuis le début de notre siècle, l'*Ixora borbonica* venait à nouveau enrichir, grâce aux établissements LECOUFLE, les serres chaudes de plusieurs jardins botaniques et des collections privées.

M. LECOUFLE avait réussi à se procurer des graines provenant de l'île de la Réunion par l'intermédiaire de ses correspondants et amis réunionnais. Auparavant, il leur avait signalé l'intérêt considérable de l'« *Ixora borbonica* » pour l'horticulture et diffusa par photocopie la description et l'illustration d'après la belle planche en couleurs reproduite dans la traduction française d'un ouvrage classique sur les plantes à feuilles colorées : voir E. J. LOWE et W. HOWARD, 1865 (18). Il avait ainsi mis entre les mains de ses correspondants les éléments leur permettant de retrouver dans la nature la plante en question.

Peu après la publication de son article, M. LECOUFLE avait la chance de voir fleurir en automne 1968, quelques-uns des pieds de l'*Ixora borbonica* qu'il avait mis en culture en 1962. Il les avait placés, lors de la belle saison, à un endroit abrité et légèrement ombragé de son jardin ce qui favorisait une croissance vigoureuse.

C'est alors qu'en connaisseur et érudit de la Botanique, M. LECOUFLE s'aperçut, après examen attentif de ces fleurs, que le rattachement au genre *Ixora* L., effectué en 1895 par CORDEMOY était contestable et presque aussi impropre que le rattachement original au genre *Pavella* L., abandonné à la suite de la publication de CORDEMOY.

M. LECOUFLE s'étant alors adressé, une fois de plus, à ses amis et

1. Néanmoins, on trouve encore dans l'« Eighteenth Printing » (1960) du « Standard Cyclopedia of Horticulture » de L.H. BAILEY (MACMILLAN Company, New York, tome III (P—Z), p. 2489, paragraphe « *Pavetta* L. », rédigé par L.H. BAILEY) ainsi que (fort probablement suivant cet exemple) dans la 152^e édition (1964) de la grande encyclopédie horticole française « Le Bon Jardinier » (La Maison Rustique, Paris, tome 2, p. 1419, paragraphe « *Pavetta* L. », rédigé par F. CHOUARD), le « *Pavetta borbonica* Hort. »

correspondants des îles Mascareignes; l'un d'entre eux, résidant à l'île Maurice, lui fit savoir que la plante décrite dans son article sous le nom d'*Ixora borbonica* était également connue de l'île Maurice, mais sous le nom de *Rulidea coriacea* Bak.¹.

Devant une telle difficulté et doutant lui-même de l'identité des plantes qu'il cultivait, M. LECOUFLE a bien voulu soumettre le problème taxonomique de l'identification correcte de ses plantes à l'un de nous (H. H.).

C'est donc à M. LECOUFLE que revient le mérite d'avoir incité la présente étude sur l'identité de l'*Ixora borbonica* CORDEMOY. Elle a été effectuée au Muséum de Paris et a permis de révéler un nombre étonnant de faits inattendus et remarquables; de plus, elle a suscité — en rapport avec quelques-uns de ces faits — une étude spéciale et un premier inventaire de l'herbier ADANSON (voir N. HALLÉ, 13). Le grand intérêt taxonomique en rapport avec la connaissance des débuts de l'exploration botanique des îles Mascareignes, chapitre assez important de l'histoire des Sciences naturelles au XVIII^e siècle en France, justifie le développement des discussions qui suivent.

Les auteurs ont pu bénéficier de l'aimable concours de leur ami et confrère F. N. HEPPER, de l'herbier des Jardins botaniques royaux de Kew (Grande-Bretagne).

Comme très souvent chez les nouveautés horticoles, présentées au public dans les catalogues ou prix courants des pépinières et des établissements horticoles, *Pavella borbonica* n'était, au début (1844), rien d'autre qu'une appellation horticole (« nursery name »). C'est pour cette raison qu'il ne figure, dans l'Index de Kew, qu'avec la référence à un article anonyme de 1878, de « Gardeners Chronicle » (2) où l'on trouve la remarque suivante : « *Pavella borbonica* is a nursery name for a distinct and beautiful plant frequently found in gardens, of which no identification has yet been possible, because, so far as know, no flowers have been produced in cultivation ».

II. DÉTERMINATION DU BASIONYME.

La remarque ci-dessus paraît ainsi faire allusion à l'absence d'une description valable.

Pourtant, en 1858, E. G. et A. HENDERSON (14), propriétaires du « Wellington Road Nursery » à St John's Wood (Londres), ont donné, dans leur « Illustrated Bouquet », recueil de nouveautés et de belles plantes d'agrément cultivées à l'époque dans leur établissement horticole, une description et une belle illustration en couleurs de la forme de jeunesse de la feuille de l'*Ixora borbonica*. Si la provenance de la plante n'est pas

1. Comme on le verra p. 324 il y avait de notables raisons pour accepter cette identification effectuée avec la Flore de BAKER (7).

mentionnée dans leur texte, elle a pourtant été clairement indiquée, depuis l'origine, par le choix de l'épithète¹.

Le rattachement au genre *Pavella* L., aussi vague et spéculatif qu'il fut, alors que les fleurs n'étaient pas encore connues, indique quand même le groupe parental où une telle Rubiacée pouvait trouver place à l'époque. La description de la feuille de la forme de jeunesse, la provenance certaine et l'attribution générique peuvent donc être considérées, en ce qui concerne la publication de E. G. et A. HENDERSON, comme éléments suffisants pour une « publication valide » dans le sens des Articles 32-45 du Code international de la nomenclature botanique (1966). Comme il n'existe aucune autre Rubiacée avec une telle feuille dans sa forme de jeunesse sur l'île de la Réunion, le *Pavella borbonica* E. G. et A. HENDERSON est accepté par nous comme basionyme de cette Rubiacée.

Mais, comme il a été déjà précisé plus haut, l'histoire taxonomique de cette espèce remonte au XVIII^e siècle; elle peut maintenant être résumée chronologiquement dans l'exposé qui suit.

III. VICISSITUDES BOTANIQUES DE L'ESPÈCE.

Dans son « Indication de plantes qui se trouvent à l'Isle de France, tant indigènes ou naturelles à cette isle, que naturalisées ou apportées de diverses régions », J. B. C. FUSÉE AUBLET signale, en 1775 (3), pour la première fois, de l'île Maurice (alors l'« Isle de France », et, bien entendu, possession française), la présence d'une Rubiacée qui, selon lui, était déjà connue depuis longtemps de la côte de Malabar aux Indes, sous le nom vernaculaire de Bem-Schetti. En 1679, H. A. VAN RHEEDE TOT DRAAKENSTEIN l'avait portée à la connaissance des botanistes du monde occidental (20), et en 1753, LINNÉ cita en référence la description et la planche du Bem-Schetti de RHEEDE TOT DRAKENSTEIN à propos de son *Ixora alba* L. La référence donnée par LINNÉ et se rapportant au Bem-Schetti est, chronologiquement, prioritaire sur toutes les autres de ses références; néanmoins, l'identité de ce taxon est resté, jusqu'à ce jour, douteuse, étant donné la complexité de la taxonomie des Rubiacées en général et de celle du genre *Ixora* L. en particulier. Malgré cela, l'*Ixora alba* L. a fait, à plusieurs reprises, son apparition dans la littérature horticole, par exemple dans E. REGEL (19), en 1881.

Il résulte de l'indication de FUSÉE AUBLET qu'à partir de 1775, la présence d'une Rubiacée, auparavant rattachée par LINNÉ au genre *Ixora* L., c'est-à-dire à son *Ixora alba* L., a été répertoriée pour la végé-

1. Il semble utile de rappeler les changements de noms des îles Maurice et de la Réunion :

île Maurice : *Cerné*, avant 1598. — *Mauritius*, de 1598 à 1715. — *Île de France*, 1715 à 1810. — *Mauritius* (= *Maurice*) de 1810 à aujourd'hui.

île de la Réunion : *Santa Apollonia* ou *Mascarenhas* avant le milieu du 17^e siècle. — *Île Bourbon*, de 1642 à 1789. — *Réunion des Patriotes* de 1789 à 1809. — *Île Bonaparte* de 1809 à 1814. — *Île Bourbon* de 1814 à 1848. — *Île de la Réunion*, de 1848 à aujourd'hui.

tation de l'île Maurice, bien que l'identité de ces plantes fut tout à fait incertaine. Non seulement il s'agissait à coup sûr d'autre chose que du Bem-Schetti de RHEEDE TOT DRAAKENSTEIN, mais encore l'attribution générique était très douteuse comme le montrait par simple comparaison les planches de RHEEDE : aussi bien d'ailleurs celle du « Schetti » (citée comme référence par LINNÉ pour son *Ixora coccinea* L., espèce-type du genre *Ixora* L.) que celle du « Bem-Schetti ».

La comparaison avec les plantes de FUSÉE AUBLET de l'île Maurice qui sont à l'origine de son « Indication » est significative à cet égard. Ces échantillons provenant d'une même récolte, sans mention d'espèce, se trouvent conservés au Muséum dans les herbiers d'ADANSON et d'A. DE JUSSIEU. AUBLET avait la curieuse tendance de croire que les flores tropicales sont voisines à un point tel (voir à ce sujet J. LEANDRI, p. 142) (15) qu'il se permettait d'identifier bon nombre de plantes autochtones de l'île Maurice à celles de l'Indonésie, de la côte de Malabar, de Ceylan et de l'Afrique du Sud. Cette façon assez simpliste de voir les choses explique la méthode fort critiquable de FUSÉE AUBLET. Il se contentait dans les cas où il croyait avoir trouvé des plantes correspondantes, de citer les références relatives aux descriptions et illustrations des ouvrages de G. E. RUMPHIUS (21), de J. BURMANN (10 et 11) et de H. A. RHEEDE TOT DRAAKENSTEIN (20).

Mais les récoltes de FUSÉE AUBLET fournissent des éléments bien plus précieux que toutes ses indications vagues et suspectes. ADANSON avait, par l'intermédiaire de M. DE BOMBARDE (voir LEANDRI, 15), reçu les plantes récoltées par AUBLET sur l'île Maurice. Elles figurent dans son herbier selon la numération récente (13) sous le n° 8807; l'étiquette originale porte de la main d'ADANSON : « Karinta Adans. — *Cofea* ex... cal. et cor. 5-fid., st (am.) 5, sem. 1 abort. — E. ♂. I. — Aublet i. France — en descript. Aublet... Schetti fl. corymb. termin. ». L'inscription figurant en tête : « Karinta Adans. » semble assez nettement postérieure et ajoutée, tandis que l'ensemble des autres remarques portées sur l'étiquette semble être rédigé en une seule fois.

Dans ses « Familles des plantes » ADANSON parle de tous ces noms génériques, et il est particulièrement intéressant de trouver, sous « Schetti » (1), les « synonymes » *Ixora* L., et, avec un point d'interrogation, « *Pavella* Browne » — noms génériques qui ont maintes fois été donnés, jusqu'à ce jour, à la plante qui fait l'objet de nos recherches. « *Cofea* Lin. » est cité, par ADANSON, l. c. p. 145; *Karinta* (avec une référence directe à la planche 21, p. 52 du tome 10 de RHEEDE TOT DRAKENSTEIN (20), p. 529.

Un double des plantes récoltées par FUSÉE AUBLET d'ailleurs très abondamment représentées dans l'herbier d'ADANSON, se trouve sous le n° 9783 dans l'herbier d'A. DE JUSSIEU. Il porte une étiquette de la main d'ADANSON « E. ♂. I. Kafé Ad. (anson) — Schetti en Aublet ». A. L. DE JUSSIEU avait ajouté, en tête de l'étiquette, « *Ixora* », et en bas « Isle de France. Aublet ».

Avec les indications citées ci-dessus, ces plantes n'étaient ni proprement identifiées, ni faciles à trouver dans ces deux herbiers. Il y avait

pourtant une référence très précieuse dans l'herbier général et qui facilita notre recherche, sur un échantillon stérile de la plante en question, identifiée par M. FOURNIER comme « *Ixora borbonica* ». Il porte une étiquette originale de la main d'un collaborateur de COMMERSON (collaborateur resté indéterminé bien qu'ayant rédigé bon nombre des étiquettes de son herbier), avec cette remarque fort intéressante : « Je ne sais pas trop bien de quel espèce d'arbre est cette jeune pousse qui a les feuilles singulièrement marbrées. — Se trouve également à l'île de France et à Bourbon 1769. 1771 ». En bas de cette étiquette est écrit, fort probablement de la main de A. L. DE JUSSIEU, « vide herb. gen. Juss. ». Ce renvoi a permis de retrouver dans l'herbier de A. DE JUSSIEU, l'échantillon de FUSÉE AUBLET. Guidés par le signe énigmatique « E. ð. I. », écrit en tête de son étiquette, dont la physionomie rappelle certaines notes des étiquettes de l'herbier ADANSON, nous avons pu retrouver dans cet herbier la copieuse récolte originale d'AUBLET.

L'île Maurice est donc, dès l'apparition du taxon en question, reconnue comme faisant partie de son aire de répartition. Ceci s'accorde bien avec la documentation de M. LECOUFLE, mais aussi avec une indication antérieure à 1844, date où ce taxon a reçu pour la première fois l'épithète « *borbonica* ». Dans le premier inventaire floristique et horticole de l'île Maurice, au XIX^e siècle, le *Hortus Maurilianus* de W. BOJER (8), l'on trouve en effet deux espèces de *Pavella* autochtones : *P. coriacea* Boj., nomen, et *P. diversifolia* Boj., nomen, dont les noms sont proposés, malheureusement de façon invalide, pour la première fois. Il nous semble bien que le *Pavella diversifolia* montre par son épithète que BOJER a connu la Rubiacée en question dont les feuilles de jeunesse sont si différentes des feuilles adultes. Faute de données plus concrètes et faute d'échantillon de référence, nous notons cela sans certitude absolue en remarquant que ce nom n'a jamais été pris en considération et qu'il figure en 1877, pour y finir sa carrière, dans une synonymie établie par J. G. BAKER (7); nous y reviendrons à propos du *Rulidea coriacea* Bak. (p. 324).

En 1895, J. E. DE CORDEMOY publia sa « Flore de l'Île de la Réunion » où le taxon en question a été décrit, pour la première fois avec ses organes reproducteurs, sous le nom d'*Ixora borbonica* Cordem. — Le rattachement de « *Pavella borbonica* Hort. » (cité avec la référence bibliographique assez incorrecte : Naudin, Plantes à feuilles color., p. 9, planche V.) (voir E. J. LOWE et W. HOWARD, 1865) (18) au genre *Ixora* L., n'était nullement dû au résultat des études de CORDEMOY : il est tout simplement le reflet du rattachement du genre *Pavella* L., dans sa totalité, à *Ixora* L., originalement effectué en 1878 par H. BAILLON (qui est d'ailleurs cité par CORDEMOY comme seule référence pour le genre *Ixora* L.). Il semble utile de préciser ici, avec les mots de BAILLON même, ce qu'il avait publié en 1878 et en 1880 au sujet du genre *Ixora* L. : « Nous avons compris dans ce genre les *Pavella*, *Rulidea*, *Myonima*, *Chomelia*, *Enterospermum* » (BAILLON, 1891) (6).

Après la publication de CORDEMOY, l'*Ixora borbonica* a encore fait son apparition dans plusieurs ouvrages et encyclopédies horticoles, et,

comme il a été déjà dit, il est ensuite tombé, en ce qui concerne son utilisation comme plante d'agrément, plus ou moins dans l'oubli, au moins en Europe, jusqu'au moment de l'intérêt que lui porta M. Marcel LECOUPLE en 1965.

IV. RECTIFICATION DE LA POSITION TAXONOMIQUE ET DESCRIPTION.

Nous référant aux travaux de BREMEKAMP (9) en ce qui concerne la délimitation des genres de Rubiacées en question, nous avons pu constater qu'*Ixora borbonica* Cordem. appartient de toute évidence au genre *Enterospermum* Hiern : ce fait ne nous paraît pas devoir être discuté ici, l'illustration que nous présentons et la description qui suit, étant significatives et justifiant notre opinion.

Enterospermum borbonicum (E. G. et A. HENDERSON) N. HALLÉ et HEINE, *comb. nov.*

= *Pavetta borbonica* E.G. et A. HENDERSON, Illustrated Bouquet 1, t. 16 (1858) (tt. 16-20 de cet ouvrage forment « Part IV. » du premier tome et ont été analysés dans Gardeners Chronicle 1858, n° 33, p. 623, 14 août 1858, Part III en avril 1858). — E. J. LOWE et W. HOWARD, Beautiful Leaved Plants, 9-10, t. V (1861); ed. 2 (1864), ed. 3 (1868). — E. J. LOWE et W. HOWARD, Plantes à feuillage coloré. Traduit de l'anglais par J. Rothschild, avec une introduction de Ch. NAUDIN. Paris 1865.

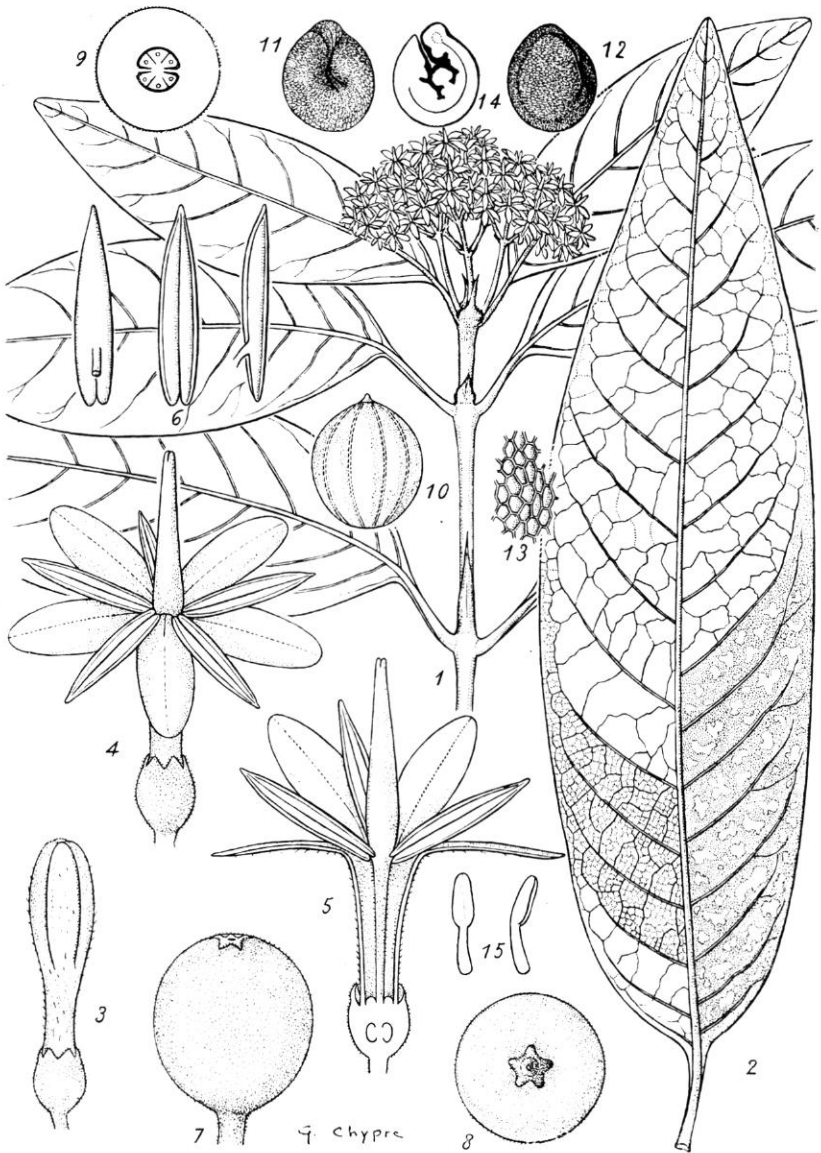
= *Pavetta borbonica* nomen tantum. — Louis VAN HOUTTE, Prix courant n° 16, été et automne 1844, p. 3; J. HARRISON (éditeur), The Floricultural Cabinet and Florist's Magazine 13 : 138 (1845) (vol. 3 of the New Series).

= *Ixora borbonica*, CORDEM: E. JACOB DE CORDEMOY, Flore de l'île de la Réunion. Paris, Klingsieck, p. 507/508 (1895). — C. E. B. BREMEKAMP, Repert. spec. nov. (Fr. Fedde) 37 : 188 (1934).

* *Rutidea coriacea* BAKER, Flora of Mauritius and the Seychelles : 149 (1877), pro parte : tantum quoad distributionem in insula borbonica dicta (« Also Bourbon », p. 150) (cf. nos commentaires p. 325).

= (?) *Pavetta diversifolia* BOJ., nomen tantum : W. BOJER, Hortus Mauritianus 172 (1837).

Arbre de moyenne grandeur, rameux, à appareil végétatif entièrement glabre, à rhytidome grisâtre. Entrenœuds cylindriques longs de 0,5-3 (6) cm. Stipules ± longuement connées tubuleuses atteignant jusqu'à 25 mm de longueur, à sommet atténué ou acuminé aigu, plus nettement deltoïdes près des inflorescences, ± rapidement caduques. Pétiole de 0,5-2 cm de longueur, les feuilles les plus courtes étant celles de feuilles de type juvénile. Limbe plutôt coriace, vert sombre sur le vif, nigrescent à sec avec des marges un peu rebordées, ovale lancéolé, de 9-11 (24) × 2,8-3,5 (6) cm; les limbes les plus grands et souvent proportionnellement les plus étroits sont ceux des jeunes pieds; dans ce dernier cas la teinte verte est variée dans les champs intersecondaires de taches jaune clair. Base du limbe typiquement atténuée mais obtuse à atténuée chez les jeunes pieds. Sommet du limbe lancéolé, rarement à peine acuminé, à apex ± étroitement arrondi ou obtus, rarement subaigu. Le dessous du limbe est plus clair; la nervure médiane d'un beau rose ou rouge carminé, épaisse et vivement teintée dans les feuilles de type juvénile.



Pl. 1. — *Enterospermum borbonicum* (E. G. et A. Henderson) N. Hallé et Heine (échantillons *Lecoufle*, cult., P) : 1, rameau florifère $\times 2/3$; 2, feuille de pied juvénile $\times 2/3$; 3, bouton floral $\times 4$; 4, fleur $\times 5$; 5, coupe de fleur $\times 5$; 6, anthère dans le bouton $\times 6$; 7, fruit $\times 4$; 8, id. en vue apicale; 9, coupe transversale de l'ovaire; 10, graine enveloppée de l'endocarpe $\times 4$; 11 et 12, graine $\times 4$; 13, détail du tégument de la graine à fort grossissement; 14, coupe de la graine; 15, embryon $\times 4$.

12-15 (23) paires de nervures secondaires obliques ascendantes, arquées en arceaux à 1-3 mm des marges; champs intersecondaires distinctement et finement réticulés.

Inflorescences fortement odorantes, terminales, corymbiformes, jusqu'à 5 cm de longueur; pédoncule d'environ 1 cm; axes verts micropubérulents; bractéoles à apex effilé pubérulent. Pédicelles d'environ 4 mm. Calice tubuleux subovoïde long de 2 mm, à limbe très court, denté, à dents peu saillantes, aiguës; le calice est micropubérulent et noircit en herbier. Corolle tubuleuse, non glabre, longue d'environ 8 mm, à tube de 4 mm; (4) 5 lobes linéaires-lancéolés aussi longs que le tube, étalés à l'anthèse, recouvrants vers la gauche à la préfloraison. Anthères 5, exsertes, subsessiles de la même longueur que les lobes de la corolle, aiguës, mais subobtus au sommet, allongées, étroites, oscillantes, introrses. Disque annulaire blanc-jaunâtre, glabre; ovaire de 2 mm de diamètre, biloculaire, contenant dans chaque loge (une, deux ou) trois ovules campylotropes fixés vers le milieu de la cloison; style claviforme, longuement exsert, atteignant une longueur de 1 cm environ, à deux lobes stigmatiques libres à l'apex de la massue sur 0,5 mm.

Fruit globuleux d'environ 6 mm de diamètre. Endocarpe détachable de l'exocarpe, de 4 mm de diamètre, crustacé mince, orné de 10 nervures méridiennes et contenant une seule graine, par avortement des 5 autres ovules. Graine globuleuse de 3,5-4 mm de diamètre, à testa grisâtre finement réticulé-alvéolé. Albumen contourné dissimulant une invagination \pm complexe. Embryon arqué à cotylédons oblongs.

La floraison sur l'île de la Réunion se situe, d'après CORDEMOY, au mois de juillet. Selon ce même auteur, cet arbre fournit un bois de construction médiocre sous le nom de « bois de pintade ». L'écorce est astringente, et cette écorce et le bois pulvérisés sont, toujours d'après CORDEMOY, réputés comme fébrifuge et surtout usités par les empiriques contre la fièvre typhoïde.

V. LE MATÉRIEL ÉTUDIÉ, DE PARIS ET DE KEW.

En dehors des herbiers historiques, il existe une série vraiment prestigieuse d'échantillons de cette espèce dans l'herbier du Muséum, dont une grande partie n'était pas identifiée; d'autres étaient rattachés à *Ixora* (ou *Pavetta*) *borbonica* Hort. (ou Cordem.), ou provisoirement réunis au genre *Tarenna*. Quelques-uns étaient identifiés, à tort bien entendu, comme *Pavetta cinerea* A. Rich., espèce malgache d'ailleurs très différente. Cette série se situe chronologiquement à la suite des échantillons de FUSÉE AUBLET et de COMMERSON cités-ci-dessus (pp. 319-320). Le seul et unique échantillon de l'herbier de Kew a été ajouté.

a. — ÎLE DE LA RÉUNION : Du *Petit-Thouars* Louis-Marie Aubert (1758-1831) s.n., s.d. — Bréon, Jean Nicolas (1785-1864), s.n., s.d. — Delessert, Adolphe (neveu de Benjamin Delessert), s.n., 1836, Richard, Jean-Michel-Claude (dit « Hortulanus », mort

en 1867) nos 387, 1837; n° 454, sans date, « 1/2 arbre ou grand arbrisseau, sur la montagne Saint-Denis, et autres lieux. Dans la jeunesse, ses feuilles sont grandes et tachetées de blanc (sic!) ». — Boivin, Louis Hyacinthe (1802-1852), s.n., 1847, Ravin du Chaudron. — Potier, s. n., 28 sept. 1872, Saint-Denis, Bassin du Diable. — De l'Isle, G., n° 265 et 265 bis, juin 1875 St-Benoît. — Balfour, Dr. I. B., presented oct. 1875 (K!). Voir à propos de cet échantillon les observations notées à propos de *Enterospermum coriaceum* p.

b. — ILE MAURICE : Boivin, s. n., oct. 1849, « bois des trois mamelles »; s. n., avril 1851, « de la montagne de la rivière noire ».

Les anciennes identifications des échantillons de Paris, comme *Ixora* (ou *Pavella*) *borbonica* ont été effectuées vers le milieu du XIX^e siècle par E. SPACH, ou vers la fin du même siècle par E. DRAKE DEL CASTILLO; il y a pourtant sur l'échantillon d'Adolphe DELESSERT une inscription anonyme contemporaine de l'étiquette originale : « *Pavella borbonica* ». Il nous a été malheureusement impossible de préciser l'origine de cette identification qui remonte sans doute à la première moitié du XIX^e siècle et serait antérieure à toutes les autres.

Cette espèce est ainsi connue depuis plus de deux siècles de l'Ile Maurice et de l'Ile de la Réunion. Il est remarquable qu'elle ait pu échapper jusqu'à présent aux investigations des spécialistes, d'autant plus qu'elle a fait, pendant la deuxième moitié du XIX^e siècle, une apparition remarquable dans le monde horticole.

VI. LE CAS DE L'ESPÈCE VOISINE : *ENTEROSPERMUM CORIACEUM* (BAK.) BREMEK.

a) HISTORIQUE DE L'ESPÈCE.

En 1837, Wenceslas BOJER publia son « Hortus Mauritanius » (8) où l'on trouve, malheureusement sans aucune description, deux espèces indigènes de l'Ile Maurice, du genre *Pavella* : *P. coriacea* — Patrie : Ile Maurice. Croît dans les grandes forêts sur les montagnes de la Nouvelle Découverte. Arbuste. Fl. très rarement au mois de mai. » — « *P. diversifolia* — Patrie : Ile Maurice. Croît dans les forêts au quartier de Moka, à Crève-Cœur, sur les collines et à la montagne de Pieterboth. Arbuste. Fl. très rarement. » (p. 172).

Selon les précisions données par J. G. BAKER sur les échantillons de BOJER envoyés à Kew (7, p. 9), et d'après les matériaux conservés à l'herbier de Kew, il semble que l'on ne connaisse que du matériel authentique de *Pavella coriacea* Boj., envoyé en 1864/1865 par M. BOUTON du Musée d'Hist. Nat. de l'Ile Maurice à Kew. Celui-ci a servi à BAKER pour la rédaction de ce qu'il publia en 1877 sous le binôme de *Rulidea coriacea* (l.c., p. 149), en utilisant *Pavella coriacea* Boj. comme basionyme, et en reléguant *Pavella diversifolia* Boj. dans sa synonymie.

L'holotype de *Rulidea coriacea* Bak. à Kew porte une étiquette avec l'inscription suivante : « *Pavella borbonica* Boj. Croît dans les grandes forêts de la Nouvelle Découverte au Pouco. Fl. Rarement selon BOJER.

Fl. mai. Mauritius — M. BOUTON — Rec^d 1864. 65 ». Un deuxième échantillon porte une autre étiquette très mal écrite et presque illisible (étiquette originale de BOJER?) : « arb. formosa — 20 — 30 pedalis... (illisible)... ». Les deux échantillons proviennent avec certitude de la même récolte, et le matériel est parfaitement conspécifique.

Avec ce matériel type, un autre échantillon (Bourbon, Dr. I. B. Balfour, Presented cot. 1875) est conservé à Kew. Les trois échantillons ont été annotés par BAKER : les deux premiers, provenant de l'Île Maurice, « *Webera coriacea*, Bak. », ensuite, le mot « *Webera* » a été effacé et remplacé par « *Rulidea* ».

b) UNE FACHEUSE CONFUSION.

Le troisième échantillon cité ci-dessus, celui de l'Île de la Réunion, porte aussi le binôme « *Webera coriacea* » mais sans retouche. Ce dernier échantillon est caractérisé par des feuilles nettement plus étroites, moins coriaces, ainsi que des corolles presque glabres à l'extérieur. Il est tout à fait conspécifique de ce que les horticulteurs avaient déjà appelé à l'époque « *Pavella borbonica* » et facile à distinguer du matériel choisi par BAKER comme holotype de son *Rulidea coriacea*. De plus, il est très évident qu'il représente la plante que BOJER a voulu distinguer pour ses feuilles dont la forme de jeunesse est si différente des feuilles des plantes adultes (« *diversifolia* »), et séparer de ce qu'il avait auparavant nommé *Pavella coriacea* Boj. Pourtant, la conspécificité du *Rulidea coriacea* Bak. avec ce que BOJER avait clairement considéré comme deux espèces différentes, n'a jamais été, jusqu'à ce jour, contestée.

La taxonomie du groupe auquel cette espèce appartient (et que BAILLON avait compris dans ce qu'il avait défini comme *Ixora* L. em. Baill.) a pourtant été très étudiée, en 1934, par C. E. B. BREMEKAMP (9) le dernier monographe du genre *Pavella* L. Le matériel ayant servi à BAKER pour décrire son *Rulidea coriacea* a été vu et étudié par BREMEKAMP, qui l'a transféré, par la suite, dans le genre *Enterospermum* (*E. coriaceum* (Bak.) Bremek., l. c. p. 190). L'*Ixora borbonica*, mal ou nullement représenté dans les herbiers, a été accepté tel quel par BREMEKAMP (l. c., p. 188) qui, sans aucun doute, n'avait pas pu voir les organes reproducteurs de cette espèce. La conspécificité de ce que BOJER voulait à l'origine distinguer comme deux espèces différentes, c'est-à-dire de *Pavella coriacea* Boj. et de *P. diversifolia* Boj. n'est pas non plus discutée dans le travail de BREMEKAMP, cet auteur n'ayant pas pris position à l'égard de ces « nomina nuda »; de plus, il n'y a aucun matériel dans les herbiers, en dehors de celui qui a servi à BAKER pour la description de son *Rulidea coriacea*, portant le premier des deux binômes. La révision de BREMEKAMP n'apporte donc, en dehors de la précision de la position taxonomique de *Rulidea coriacea* Bak., rien de neuf au sujet de la Rubiacée dont la forme de jeunesse est si remarquablement caractérisée par ses

feuilles marbrées. Et pourtant, elle est si proche de cet *Enterospermum coriaceum* (Bak.) Bremek., qu'elle a été confondue, jusqu'à ce jour, avec cette espèce.

c) NOTES MORPHOLOGIQUES ET DISTRIBUTION.

L'espèce *Enterospermum coriaceum* (Baker) Bremek., selon les spécimens d'herbier et les indications de la littérature n'est donc connue que de l'Ile Maurice; elle diffère par ses feuilles régulièrement elliptiques et nettement plus larges (rapport largeur : longueur = $\pm 1/2$; chez *E. borbonicum* = $1/4-1/3$) et plus coriaces, dont les formes de jeunesse ne montrent vraisemblablement rien de particulier, des corolles finement pubescentes à l'extérieur, avec des lobes de 2,5 mm de large (1,4 mm de largeur chez *E. borbonicum*), tube de la corolle pubescent à l'intérieur seulement avec quelques poils chez *E. borbonicum*) et anthères basifixes de 2,6 mm de longueur avec un filet pubescent-hérissé de $\pm 0,5$ mm de longueur (anthères de *E. borbonicum* de 3 mm, dorsifixes, à filet absolument glabre de 0,1 mm).

Enterospermum coriaceum (Bak.) Bremek. est représenté, dans l'herbier du Muséum, par deux échantillons : *Commerson* (sans localité et date, annoté par E. SPACH : « Commerson, Ile de France ou Bourbon » : cf. le spécimen cité sous *E. borbonicum* à la p. 320); *Boulton 1830* « hab in Ins Maur. ». Ce dernier échantillon provient fort probablement de la même récolte que l'échantillon type de *Rulidea coriacea* Bak., conservé à l'herbier de Kew; ce serait donc un isotype de cette espèce (en ce qui concerne les activités de L. BOUTON et ses rapports avec Kew, cf. BAKER, p. 10). BOUTON était également l'expéditeur de l'échantillon type de *Rulidea coriacea* à Kew, provenant de l'Ile Maurice.

BIBLIOGRAPHIE

1. ADANSON, Michel. — Familles des Plantes, **2**. Paris (1763).
2. Anonymus. — *Pavetta borbonica*. Gardeners Chronicle, ser. nov., **10** : 535 (July to December 1878).
3. AUBLET, Jean Baptiste Christophe Fusée. — Indication des plantes qui se trouvent à l'Isle de France, tant indigènes ou naturelles à cette Isle, que naturalisées ou apportées de diverses régions, pp. 139-160 de l'« Histoire des Plantes de la Guiane Française », **2**, London et Paris (1775). « Bem-Schetti » p. 155.
4. BAILLON, H. — Sur les limites du genre *Ixora*. *Adansonia* **12** : 213-219.
5. BAILLON, H. — Genre *Ixora*. *Histoire des Plantes* **7** : 406, 407 (1878).
6. BAILLON, H. — Genre *Ixora*. *Dictionnaire de Botanique* **3** : 144 (1891).
7. BAKER, J. G. — Flora of Mauritius and the Seychelles. London. *Rulidea coriacea* : 149-150 (1877).
8. BOJER, W. — Hortus Mauritanus ou énumération des plantes exotiques et indigènes qui croissent à l'Ile Maurice. Maurice. *Pavetta coriacea* et *P. diversifolia* : 172 (1837).
9. BREMEKAMP, C. E. B. — A Monograph of the Genus *Pavetta* L. *Repertorium specierum novarum* (ed. Fr. FEDDE) **37** : 1-200 (1934). — Discussion de la taxinomie des genres *Enterospermum*, *Ixora*, *Webera*, et *Chomelia*, pp. 13-18; « *Pavetta borbonica* hort. ex Henderson » et *Ixora borbonica*, p. 188; *Enterospermum coriaceum* (Bak.) Bremek. comb. nov. p. 190.
10. BURMANN, Johannes. — *Thesaurus zeylanicus...* etc. Amsterdam (1737).

11. BURMANN, Johannes. — *Rariorum africanorum plantarum... decas I-X*. Amsterdam (1738-1739).
12. CORDEMOY, E. Jacob de. — Flore de l'île de la Réunion. Paris. *Ixora borbonica* Cordem. : 507 (1895).
13. HALLÉ, N. — L'herbier ADANSON au Muséum de Paris et l'itinéraire d'un grand voyage botanique en 1779. *Adansonia*, ser. 2, **9** : 465-487 (1970, « 1969 »).
14. HENDERSON, E. G. et A. — Illustrated Bouquet. *Pavetta borbonica*, **1** (part IV), t. 16, fig. 5. London (1858). Texte sur une page non numérotée, accompagnant la planche.
15. LÉANDRI, J. — Un pharmacien provençal découvre une partie de la flore du Nouveau Monde : J. B. C. Fusée AUBLET et l'« Histoire des Plantes de la Guyane française ». *Adansonia*, ser. 2, **8** : 137-146 (1968).
16. LECOUFFLE, Marcel. — *Ixora borbonica*. Journal of the Royal Horticultural Society **90** : 481-482 (1965). Avec une figure en couleurs (Fig. 232).
17. LOWE, E. J. et W. HOWARD. — Beautiful Leaved Plants. London (1861); ed. 2, London (1864); ed. 3, London (1868). *Pavetta borbonica* : 9-10, fig. p. 9, t. V.
18. LOWE, E. J. et W. HOWARD. — Les plantes à feuillage coloré. Traduction française de l'ouvrage précédent, par J. ROTHSCHILD. Avec une introduction (2 pp. non cotées) de Ch. NAUDIN. Paris, 1865.
19. REGEL, Édouard. — *Ixora alba* L. *Gartenflora* **30** : 36, t. 1037 (1881).
20. RHEEDE tot DRAAKENSTEIN, H. A. van. — Hortus indicus malabaricus **2**, Amsterdam (1679). — *Schetti*, p. 17, t. 12 (citée dans le texte comme t. 13); *Bem-Schetti*, p. 19, t. 13 (citée dans le texte comme t. 14); *Nedum-Schetti*, p. 21, t. 14 (citée dans le texte comme t. 15).
21. RUMPHIUS, G. E. — Herbarium amboinense, ... etc. Amsterdam /Den Haag /Utrecht (1741-1755).
22. VAN HOUTTE, Louis. — Établissement Louis Van Houtte... à Gand. Prix courant N° 16, été et automne 1844. *Pavetta borbonica*, p. 3.

Laboratoire de Phanérogamie,
Muséum - PARIS.

UN NOUVEAU *RHAMPHICARPA (SCROPHULARIACEAE)* D'AFRIQUE CENTRALE

par A. RAYNAL

RÉSUMÉ : Description d'une nouvelle espèce de *Rhamphicarpa*, *Rh. capillacea* A. Raynal; annuelle des marais temporaires sur latérite, elle semble endémique des plateaux d'Afrique centrale.

SUMMARY : *Rhamphicarpa capillacea* A. Raynal, n. sp., is described; annual growing in seasonal bogs, the plant seems to be endemic to Central African plateaus.

Certains échantillons centre-africains de *Rhamphicarpa*, montrant des capsules isodiamétriques non obliques et des feuilles capillaires simples, avaient attiré notre attention; après étude, nous considérons qu'ils appartiennent à une espèce encore inconnue, du groupe des *Rhamphicarpa* annuels à feuilles filiformes et proches de *Rh. fistulosa* (Hochst.) Benth. Il faut cependant noter que les représentants de ce groupe ont tous des feuilles pinnatifides (parfois bipinnatifides), tandis que notre nouvelle espèce possède des feuilles capillaires, certes, mais entières : c'est donc un taxon bien individualisé que nous décrivons ici.

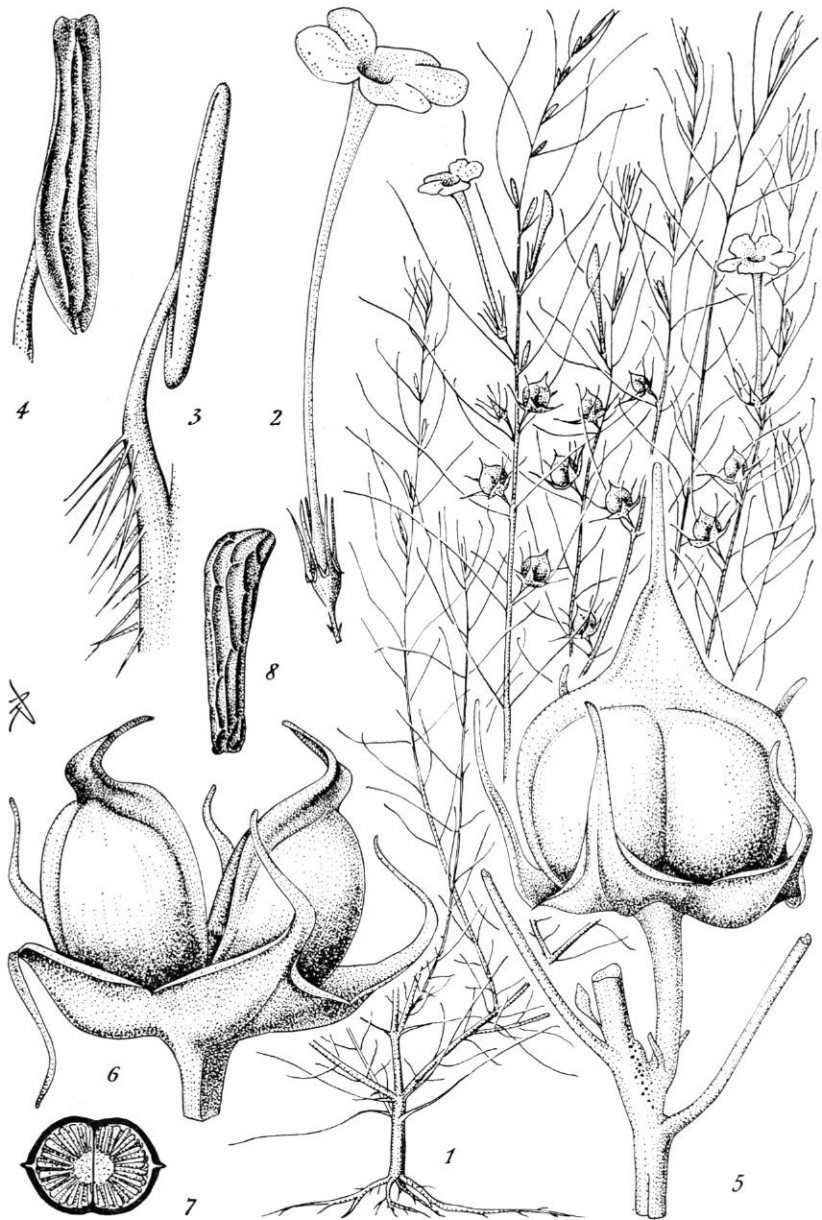
Rhamphicarpa capillacea A. Raynal, sp. nov.

A *Rh. fistulosa* (Hochst.) Benth. foliis filiformibus semper integris, pedicellis maxime 5 mm longis, capsulis symmetricis globulosis in rostrum complanatum abrupte angustatis, praecipue differt.

Herba annua 20-40 cm alta, ramosa; glabra, siccitate nigrescens. Folia filiformia integra, usque ad $60 \times 0,5$ mm, basin versus opposita, sursum sparsa, viridia sed siccitate nigrescentia; lamina subtus convexa, supra leviter canaliculata.

Flores parum supra axillas foliorum singulariter insertae, pedicello 3-5 mm longo; bracteolae 2 subulatae 1-2 mm longae, ad basin pedicelli insertae. Calyx basi infundibuliformis, 7 mm longus, lobis 5 longe attenuatis 5-5,5 mm longis. Corolla alba, in siccitate atroaridesiaca, tubo 28-40 mm longo saepe parum arcuato, sursum dilatato; laminae lobi 5 subaequales 5 mm longi, rotundati, fragiles, venati, plus minusve undulati, rotacei.

Androecium in tubo corollae inclusum, parce didynamum, filamentis adaxialibus 0,5 mm longis, abaxialibus 0,9 mm longis; filamenta omnia pilis paucis acicularibus retrorsis basi munita. Antherae aequales, uniloculares, dorsifixae, 2 mm longae, lineares, ambabus extremitatibus obtusae, longitudine dehiscentes; locula cristas 2 longitudinales hyalinas, irregulares, continens.



Pl. 1. — *Rhamphicarpa capillacea* A. Raynal : 1, port de la plante $\times 2/3$; 2, fleur $\times 2$; 3, étamine abaxiale avant déhiscence, vue de dos $\times 20$; 4, anthere après déhiscence, vue de face, $\times 20$; 5, capsule $\times 6$; 6, capsule en déhiscence, après la chute des graines, $\times 6$; 7, coupe schématique de capsule; 8, graine $\times 30$. — (1, d'après Tisserant 2678, type; 2 à 7, d'après Gérard 3412; 8, d'après Gérard 88).

Ovarium parvum, in stylum longe filiformem desinens. Stigma linguato-compressum, altitudinem filamentorum insertionis attingens.

Capsula 5-6 mm alta et lata, bilocularis, parum transverse compressa; alae dorsales carpidiorum supra in styli basin rostratam complanatam dilatatae. Semen anguste lineare, 1 mm longum, utrinque truncatae, testa reticulo valde expresso cellulis magnis ornata.

TYPE : *Tisserant 2678*, Yanguya, République Centrafricaine, 21-9-1928, P!

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE : RÉP. CENTRAFR. : *Tisserant 1312*, près Riv. Deyase, 35 km N de Bambari; affleurements latéritiques plus ou moins humides; fleurs verdâtres; 14.11.1923, P!; *2678*, Yanguya, 50 km SE de Bambari, latérite humide; fleurs blanches; noircit au séchage; 21-9-1928, type P!; *Le Testu 3982*, champs de latérite entre le Zaco et le Mbari, 50 km S de Yalinga, route de Bangassou; fleurs blanches; 2-7-1922, P!

CONGO-KINSHASA : *Gérard 88*, Tukpwo, mare du grand pengbélé; petite plante, côté est de la mare, rare; 10-10-1951, BR!; *992*, Tukpwo, pengbélé, 1-8-1953, BR!; *2027a*, Tukpwo, savane, 20-8-1955, BR!; *3412*, Tukpwo, mare du grand pengbélé, 20-9-1957, BR!; *4082*, Tukpwo, savane, 26-8-1959, BR!; *Gilbert 431*, Tukpwo, assez rare, prélevé sur pengbélé; tube (de la corolle) long de 30-40 mm; 21-8-1937, BR!

Les *Rhamphicarpa capillacea* et *fistulosa* se présentent sous des aspects très comparables; tous deux ont un port buissonnant où feuilles et jeunes tiges se confondent; leurs longues fleurs blanches, devenant violet-noirâtre à la dessiccation, accentuent la ressemblance; tous deux enfin habitent des milieux semblables, temporairement mouillés.

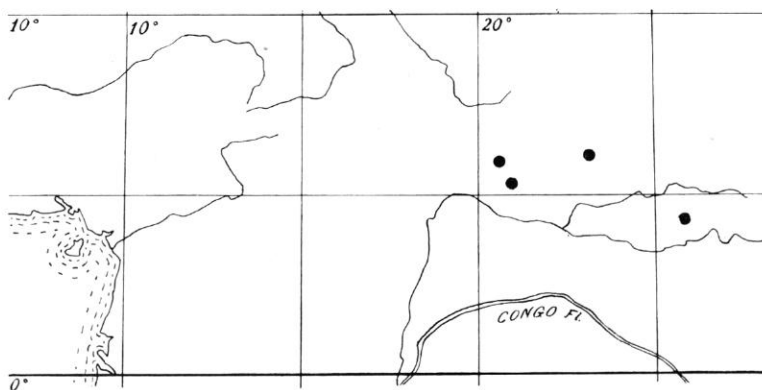
L'inflorescence est une grappe qui occupe une grande partie de la plante; bractées et feuilles sont semblables. Les deux fleurs d'une paire de feuilles (presque toujours reconnaissables, même si les paires se dissocient vers le sommet des rameaux) se développent souvent, mais l'une des deux apparaît avec un retard très net : des deux hélices foliaires, l'une, favorisée, donne naissance à des fleurs plus précoces; la série de bourgeons défavorisés avorte parfois à des stades plus ou moins avancés (cf. Pl. 1, fig. 5 : l'aisselle favorisée a produit une fleur — puis un fruit — tandis que l'autre n'a produit qu'un bouton avorté).

Le bec du fruit, contrairement à ce qu'on observe chez *Rh. fistulosa*, n'est pas déjeté d'un côté. La cloison, très mince, porte à sa partie inférieure deux masses placentaires (une par loge) à peu près hémisphériques, larges de 1,5 mm; les graines, très nombreuses, sont disposées de façon rayonnante autour de ces masses placentaires. La déhiscence, loculicide, se fait par fission longitudinale de l'aile dorsale des carpelles, fission qui se prolonge dans le bec stylaire aplati; l'écartement des deux valves du fruit s'accompagne d'une arcure des ailes et du bec, et d'une déchirure de la cloison transversale.

Le *Rhamphicarpa capillacea* habite des marais temporaires sur latérite : le sol, pauvre, y est souvent réduit à des gravillons où l'eau des pluies, très pure, se collecte ou suinte. Pendant la saison sèche, les gravillons nus et calcinés des « bowé » (ou « pengbélé » selon les régions) ne laissent guère supposer la végétation hygrophile qui s'installe à la faveur de la brève saison des pluies.

Certaines espèces, toujours liées aux marécages sur latérite, semblent

à la fois leur être adaptées et ne pouvoir tolérer la concurrence qui s'exerce dans les autres types de marécages; en l'état actuel de nos connaissances, la biologie du *Rh. capillacea* laisse supposer qu'il appartient à cette catégorie écologique de plantes.



Pl. 2. — *Rhamphicarpa capillacea* A. Raynal, répartition géographique.

Tous les échantillons connus de *Rh. capillacea* proviennent d'une région assez restreinte, allant de la Rép. Centrafricaine au nord du Congo-Kinshasa; au moins à titre provisoire, et en attendant que des matériaux complémentaires viennent préciser son aire, nous pensons pouvoir supposer que cette espèce est endémique des plateaux latéritiques d'Afrique centrale.

On sait combien est souvent large la répartition des espèces herbacées des savanes africaines : la plupart des « endémiques » se révèlent peu à peu être des plantes à la répartition longtemps mal connue. Cependant, quelques petites espèces herbacées (*Rotala Gerardii* R. Boutique, *Striga chrysantha* A. Raynal...) semblent bien limitées aux savanes, généralement latéritiques, d'Afrique centrale. Si ces plantes ont réellement l'aire restreinte que nous leur supposons, il ne semble pas que cet endémisme puisse être attribué à l'absence de conditions écologiques favorables dans les régions voisines; il serait intéressant de rechercher son origine dans l'histoire phytogéographique africaine.

On peut en effet supposer que les plateaux d'Afrique centrale aient pu être, un temps, isolés des vastes savanes africaines; dans le cas des *Rhamphicarpa*, on peut alors concevoir une différenciation locale du *Rh. capillacea*, à la faveur de cette ségrégation; bien individualisé, il demeure cependant voisin du *Rh. fistulosa* largement dispersé. Selon cette hypothèse, l'Afrique centrale recèlerait quelques taxons issus, grâce à un isolement temporaire favorisant une spéciation de type insulaire, d'espèces communes des savanes africaines. Souvent juxtaposées à l'espèce banale, ils ont alors pu se maintenir sur place, malgré le rétablissement de la continuité des savanes.

Laboratoire de Phanérogamie
Muséum - PARIS.

LEROYIA, NOUVEAU GENRE DE RUBIACEAE

par A. CAVACO

RÉSUMÉ : Description d'un genre nouveau de *Rubiaceae* de Madagascar (position systématique, phylogénie, trichome).

SUMMARY : I establish a new genus of *Rubiaceae* from Madagascar. In this paper I study the position of the genus. It has been included in tribe *Vanguerieae*. The new taxon is allied to the *Canthium* and *Pyrostria*. The phylogenetic relations of these genera have been mentioned. The external indumentum and the stomate have been examined.

En révisant les Rubiacées de Madagascar, conservées dans l'herbier du Muséum de Paris, nous avons trouvé certains échantillons d'une plante qui présente un ensemble de caractères que l'on ne retrouve que dans les Vanguériées (sous-famille *Cinchonoideæ*, sensu VERDCOURT) : corolle à préfloraison valvaire, étamines attachées à la gorge, ovaire à ovules solitaires dans chaque loge, pendants, à micropyle supère, fruit drupacé, charnu, à plusieurs noyaux monospermes, graines pendantes, albuminées, à radicule supère. Nous estimons donc qu'elle doit avoir sa place dans la tribu mentionnée ci-dessus. Celle-ci est bien représentée dans la Grande-Ile par 5 genres dont le *Pyrostria*. C'est au voisinage de celui-ci que doit se situer ce végétal, en raison des caractères suivants : fleurs unisexuées, les ♂ à calice petit, subcupuliforme; les ♀ solitaires, à ovaire 4-6-loculaire et fruit drupacé à 4-6 noyaux monospermes. Par ailleurs, les fleurs sont involucreées comme dans les *Pyrostria*. Ce caractère se retrouve, quoique rarement, dans le genre voisin *Canthium*. Les fleurs ♂ sont 5-mères, les ♀ sont 6-mères. Ce dimorphisme se manifeste aussi dans certains *Pyrostria*. Ce qui caractérise bien notre plante et la distingue du genre *Pyrostria* c'est la morphologie de son fruit et de son calice. Celui-ci varie de forme dans les fleurs des deux sexes. Dans les ♂ il a la forme d'une petite soucoupe à bord entier, glabre; ses dimensions sont fort réduites. Par contre, il est très développé dans les fleurs ♀ où sa forme est celle d'un cône renversé, velu, surmonté d'un goulot à bord entier sur lequel s'insère la corolle. La partie obconique est côtelée et elle loge l'ovaire; le goulot entoure le disque charnu. Le fruit a une forme singulière que l'on ne retrouve nulle part chez les représentants des Vanguériées. Il est losangiforme et rappelle le fruit des *Oxygonum* (Polygonacées), 4-gone, à mésocarpe charnu renfermant 4-6 pyrènes.

Avec ces données nous estimons devoir créer un genre monotype

nouveau : *Leroyia* Cavaco. Il nous fut agréable de constater que nos collègues E. PETIT (de Bruxelles) et B. VERDCOURT (de Kew), spécialistes éminents des Rubiacées, sont arrivés à la même conclusion en examinant cette plante. Nous leur exprimons nos sincères remerciements.

Ce genre comprend des arbustes dioïques à feuilles opposées, brièvement pétiolées, à stipules interpétiolaires, connées à la base, à fleurs unisexuées, involuquées, pédicellées, dimorphes : les ♂, 5-mères, groupées par 2, à calice disciforme, entier, corolle campanulée à gorge densément velue où s'insèrent les étamines, celles-ci sont sessiles à anthères oblongues, tronquées aux deux extrémités, ovaire stérile surmonté d'un style à stigmat capité, disque nul; les ♀, 6-mères, solitaires, à calice obconique et côtelé sur les 2/3 inférieurs, lobulé sur la partie élargie, puis brusquement contracté en goulot entier sur lequel s'insère la corolle, celle-ci à lobes de largeur inégale sans régularité, à gorge peu velue sur laquelle s'attachent les étamines stériles, ovaire 4-6-loculaire surmonté d'un disque épais, charnu, ovules solitaires, pendants, style dilaté supérieurement en stigmat coroniforme 2(-4)-lobulé; les fruits sont des drupes losangiformes, 4-gones, d'environ 3 cm × 2,5 cm, à mésocarpe charnu renfermant 4-6 pyrènes à graines solitaires, trigones, à embryon cylindrique, à radicule dressée et cotylédons foliacés, égaux, appliqués l'un contre l'autre, accombants.

Nous sommes heureux de dédier ce nouveau taxon au spécialiste du genre *Coffea*, le Professeur J. F. LEROY, Directeur du Laboratoire de Phanérogamie du Muséum National d'Histoire Naturelle.

PHYLOGÉNIE. — Si l'on admet que les plantes à fleurs hermaphrodites sont les plus primitives, parmi les Angiospermes, comme le pense HUTCHINSON (1) on peut considérer les genres *Leroyia* et *Pyrostria* comme des genres dérivés de *Canthium* par suite de l'avortement des loges et ovules (fleurs ♂) et de la stérilité des anthères (fleurs ♀). La présence d'organes non fonctionnels dans les deux genres dioïques cités ci-dessus confirmerait les idées de certains systématiciens notamment de WETTSTEIN (4) suivant lesquelles il s'agit d'une étape de l'évolution vraisemblablement d'un stade plus évolué.

TRICHOME. — Comme complément à l'étude morphologique de cette plante nous avons pensé qu'il ne serait pas inutile d'examiner les épidermes (en plan) au microscope. Nous avons ainsi constaté que les stomates, du type *rubiacé* (VESQUE, 1889) ou *paracytique* (terminologie de METCALFE et CHALK, 1950), sont abondants et localisés à la face inférieure. Les cellules épidermiques sont polygonales. Nous n'avons pas observé de raphides ce qui confirme le bien fondé de la classification des Rubiacées proposée par VERDCOURT (3). Quant aux poils, METCALFE et CHALK (2) signalent des poils unicellulaires, unisériés, en touffes et exceptionnellement peltés. Nous avons trouvé des poils simples, pluricellulaires, unisériés, à la base de la feuille, le seul endroit où cet organe porte des poils. Ils sont cloisonnés, presque toujours 6-cellulaires. VERD-

COURT (3) n'a trouvé dans cette sous-famille (*Cinchonoideæ*) que des poils non cloisonnés ou incomplètement cloisonnés. Les poils du calice sont également cloisonnés, 2-cellulaires et contiennent des inclusions colorées. Celles-ci se retrouvent d'ailleurs dans les poils de la base des feuilles. En ce qui concerne les poils de la gorge de la corolle ils sont presque identiques à ceux que VERDCOURT (*op. cit.*, pl. IX, K) a signalés chez *Lasianthus kilimandscharicus* K. Schum., c'est-à-dire qu'ils ne sont pas cloisonnés et que leurs parois sont ondulées. Toutefois les poils de notre genre nouveau sont pointus au sommet ce qui ne s'observe pas dans l'espèce mentionnée ci-dessus.

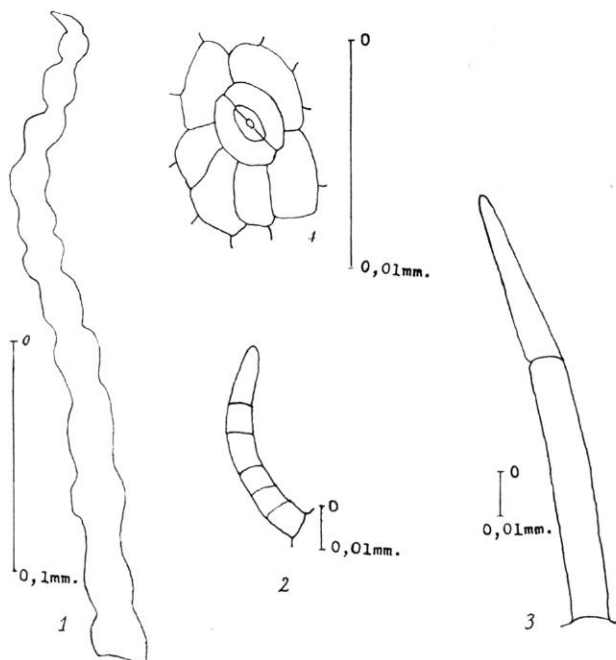


Fig. 1. — *Leroyia madagascariensis* : 1, poil de la gorge de la corolle; 2, poil de la base du limbe foliaire; 3, poil du calice (♀); 4, stomate de la face inférieure d'une feuille.

LEROYIA Cavaco, *gen. nov.*

Frutices. Folia opposita; stipulae interpetiolares. Flores abortu unisexuales. Flores ♂ in cymis 2-floris involucratis; involucrem bracteis 2 infra medium connatis compositum. Calyx disciformis vel subcupuliformis. Corolla campanulata, lobis 5-valvatis, fauce intus dense villosa. Stamina 5 in fauce inserta. Discus nullus. Ovarium sterile, ovulis nullis; stigma capitatum.

Flores ♀ solitarii, involucrati; involucrem ut ante dictum est (fl. ♂).



Pl. 1. — *Leroyia madagascariensis*: 1, rameau ♂ (Capuron 22982-SF) $\times 2/3$; 2, feuilles avec stipules $\times 4$; 3, involucre $\times 8$; 4, inflorescence ♂ $\times 4$; 5, corolle étalée $\times 4$; 6, ramille ♀ (Capuron 22946-SF) $\times 2/3$; 7, fleur ♀ $\times 4$; 8, fleur ♀, corolle enlevée $\times 2$; 9, coupe transversale de l'ovaire $\times 4$; 10, fruit (Capuron 23037-SF) $\times 2/3$; 11, pyrène, gr. nat.; 12, graine, gr. nat.; 13, embryon, les cotylédons écartés, gr. nat.

Calyx obconicus subito superne in collum contractus. Corolla campanulata, lobis 6 valvatis, fauce intus paulo pilosa. Stamina 6; antherae steriles. Discus integer, carnosus. Ovarium 4-6-loculare, loculis 1-ovulatis, ovulis pendulis; stylus in stigma coroniforme 2-4-lobatum superne dilatatus. Fructus : drupa carnosa rhomboidalis, 4-costata, 4-6-pyrena, pyrenis monospermis. Semina pendula; albumine copioso haud ruminato, embryone recto, cotyledonibus foliaceis, radícula erecta.

Species unica : *Leroyia madagascariensis*.

***Leroyia madagascariensis* Cavaco, sp. nov. adhuc unica.**

Arbuscula; ramuli glabri; cortice griseo, lenticellis satis distinctis; ramuli juniores villosi, angulati. Folia integra, subsessilia, persistentia, parva, papyracea, discolore, subtus pallidiore, basi tantum pilosa, subtus domatiis axillaribus villosis instructa; stipulae parvae, ovatae, acuminatae, 1-2 mm longae, basi breviter connatae; limbus ovatus vel obovatus, 8-20 mm longus, 3-13 mm latus, apice subrotundatus vel emarginatus, basi attenuatus, marginibus tenuiter undulatis; costa subtus sola prominula, utroque latere nervis secundariis 4, arcuatis, ascendentibus tantum subtus valde distinctis instructa, alii nervi inconspicui; petiolus vix distinctus. Flores ♂ valde pedicellati; involucrum intus villosum, bracteis parvis (2 mm longis) in 1/3 inferiore connatis; pedicelli plus minusve 5 mm longi, glabri. Calyx disciformis vel subcupuliformis, integer, 1,5 mm latus. Corolla campanulata, lobis ovatis 2 mm longis latisque subrefractis apice mucronatis, tubo 3-4 mm alto intus parce piloso. Stamina petalorum numerum (5) aequalia et iisdem opposita, filamentis nullis, antheris oblongis, 1,2 mm longis. Ovarium generis typicum, obconicum, 1 mm altum; stylus tubi apicem attingens, e basi ad apicem attenuatus, 3 mm longus; stigma parvum obscure 2-lobatum. Flores ♀ longe pedicellati; pedicellis 1-1,5 cm longis, in apice pilosis. Calyx costatus, 3-4 mm altus, extra villosus, collum 1 mm altum. Corolla extra glabra, tubo 3 mm alto, lobis subaequalis, ovatis, 1-1,5 mm longis, apice mucronatis. Stamina glabra, sessilia; antherae parvae, oblongae. Discus annularis. Ovarium generis typicum, 3 mm altum; stylus tubi apicem attingens; stigma subexsertum. Drupa 4-costata, pilosa vel glabra, 3-4 cm × 2,5-3,5 cm, longe pedunculata, pyrenis plus minusve 13 mm longis; embryone 1 cm longo, accombento; testa papyracea.

HOLOTYPE : *Capuron 22946-SF* (P).

MADAGASCAR. OUEST (Secteur Nord) : Végétation forestière très dégradée au P. K. 10 de la route Diégo Suarez-Orangea, *Capuron 22946-SF* (HOLOTYPE, P) Fl., déc.; forêt d'Orangea (à l'E. de Diégo-Suarez) *Capuron 22982-SF* Fl. déc., *24430-SF* Fr., déc.; forêt très dégradée, près d'Antsoha (piste d'Androfiabe à la baie de Rigny, Diégo-Suarez), *Capuron 23037-SF* (PARATYPE, P) Fr., déc., *23046-SF* Fr., déc.

BIBLIOGRAPHIE

1. HUTCHINSON, J. — Fam. Flow. Pl., ed. 2; **1** : 21 (1959).
2. METCALFE et CHALK. — Anatom. Dicotyl., **2** : 760-761 (1950).
3. VERDCOURT, B. — Remarks classif. *Rubiaceae* in Bull. Jard. Bot., Bruxelles **28** : 209-281 (1958), Thèse.
4. WETTSTEIN, R. — Handb. System. Bot., trad. espagn. : 570 (1944).

Laboratoire de Phanérogamie
Muséum-PARIS.

RÉVISION DU GENRE *TISONIA* BAILL. (FLACOURTIACÉES)

par H. SLEUMER

SUMMARY : The author has revised *Tisonia* Baill. on the base of the materials found in the herbaria most important for the genus. Three species and one variety are described as new; a key to all species is added.

Les collections de *Tisonia* se sont multipliées considérablement depuis le dernier traitement du genre par PERRIER DE LA BATHIE en 1946. Une révision donnant une clé des espèces sur la base des caractères qui paraissent être constants et une énumération des matériaux maintenant connus dans les herbiers de Londres (BM), Kew (K) et Paris (P), où se trouvent les collections malgaches les plus importantes, paraît de ce fait justifiée. J'exprime mes sincères remerciements à M. R. CAPURON, Chef de la Division de Botanique Forestière à Tananarive, qui m'a donné les plus valables renseignements pour ce travail.

TISONIA Baillon

BAILL., Bull. Soc. Linn. Paris 1 : 568 (1886); WARB. in E.-P., Nat. Pflfam. ed. 1, III, 6a : 42 (1893); GILG, ditto ed. 2, 21 : 437 (1925); PERRIER, Mém. Mus. Nat. d'Hist. Nat. Paris, n. s. 13, 3 : 273 (1940); in Fl. Madag., Fam. 140 : 33 (1946); RETHORÉ, Adansonia, ser. 2, 3, 2 : 236, pl. 1-6 (Pollen) (1963).

Espèce-Type : *T. ficulnea* Baill.

CLÉ DES ESPÈCES

1. Pétales présents.
 2. Inflorescence pédonculée en grappes allongées. Est.....
..... 15. *T. coriacea* var. *Louvelii*
 - 2'. Inflorescence en cymes ou fascicules, sessiles ou brièvement
pédonculées.
 3. Sépales blancs. Stipules très caduques, 1-2 mm long.
Espèces très voisines et peut-être conspécifiques.
 4. Feuilles \pm coriaces, dépassant en général 3 cm de lar-
geur. (Sépales cachant les étamines.) Ouest (Nord),
Nord 1. *T. Keraudrenae*

1. Ce travail a été exécuté avec une subvention du Centre National de la Recherche Scientifique (C.N.R.S.) et l'Organisation Néerlandaise pour le Développement de la Recherche Scientifique (Z.W.O.).

- 4'. Feuilles \pm membraneuses, ne dépassant en général 3 cm de largeur.
5. Ovaire éparsément velu, surtout aux angles. Sépales cachant les étamines plus courtes qu'eux. Ouest ..
..... 2. *T. Danguyana*
- 5'. Ovaire glabre. Sépales plus courts que les étamines exsertes. Ouest..... 3. *T. Leandriana*
- 3' Sépales roses. Stipules lanceolées-linéaires, 6 mm long ou plus, \pm persistantes.
6. Feuilles complètement développées (ainsi que les parties jeunes des rameaux) tout à fait glabres. Sambirano, Centre (Nord)..... 4. *T. rubescens*
- 6'. Feuilles complètement développées (ainsi que les parties jeunes des rameaux) pubescentes (au moins des poils rares persistants sur les nervures en-dessous).
7. Feuilles et rameaux pubescents, à poils assez courts et apprimés. Nord, Ouest, Sambirano..... 5. *T. crenata*
- 7'. Feuilles et rameaux \pm densément hirsute-tomenteux à poils allongés et étalés. Nord, Sambirano... 6. *T. Baronii*
- 1'. Pétales nuls.
8. Style brièvement 3-4-fide au sommet.
9. Feuilles adultes \pm minces. Sépales encore pubescents sous le fruit. Ovaire pubescent. Ouest (Nord).....
..... 7. *T. Humbertii* var. *Humbertii*
- 9'. Feuilles adultes plus coriaces. Filaments glabres. Ovaire glabre. Nord (Est), Ouest..... 7. *T. Humbertii* var. *nuda*
- 8'. Styles libres jusqu'à la base.
10. Feuilles petites (1,5-2,5-3,2 cm de longueur, 0,8-1,6 (-2,5) cm de largeur), minces, grossièrement serrées-crénulées. Ovaire pubescent. Nord (Est)..... 8. *T. Capuronii*
- 10'. Feuilles beaucoup plus grandes, entières, crénelées, ou à dents obsolètes.
11. Inflorescence (sub)sessile à fleurs solitaires, fasciculées, ou en cymes fasciculiformes brièvement pédonculées.
12. Feuilles minces, à peu près palmatinerves, mollement pubescentes. Nord..... 9. *T. palmatinervis*
- 12'. Feuilles \pm coriaces, penninerves.
13. Feuilles développées mollement tomenteuses en dessous. Est (Sud)..... 10. *T. Cloiselii*
- 13'. Feuilles développées entièrement glabres.
14. Ovaire brièvement hirsute. Est, Est (Nord) 11. *T. Coursii*
- 14'. Ovaire glabre. Est (Sud)..... 12. *T. Baillonii*
- 11'. Inflorescence pédonculée en grappe allongée de cymes distantes entr'elles.

15. Rameaux, feuilles et inflorescences entièrement glabres. Ovaire glabre. Est, Est (Nord)... 13. *T. glabrata*
- 15'. Rameaux, feuilles et inflorescences plus ou moins velues ou pubescentes, au moins sur les parties jeunes. Ovaire velu.
16. Pilosité constituée de poils longs sur les deux faces des feuilles adultes, nervures 5-9 paires. Nord (Est) 14. *T. ficulnea*
- 16'. Pilosité constituée de poils courts, peu persistants, nervures 7-11 paires. Est... 15. *T. coriacea* var. *coriacea*

1. *Tisonia Keraudrenae* Leandri

Adansonia, n. s., **3**, 2 : 234, pl. 1 (1963); RETHORÉ, ditto : 236, pl. 1, 5-6 (Pollen) (1963).

NORD : Forêt de Sahafary, entre Diégo et Anivorano, *Keraudren 1680* (P, type), 1681 (P, forma), *SF 20973*.

OUEST (Nord) : Lapiaz dans les calcaires du Mur de l'Ankarana, *SF 28719*.

2. *Tisonia Danguyana* Perrier

Mém. Mus. Nat. d'Hist. Nat. Paris, n. s., **13**, 3 : 274 (1940); in Fl. Madag., Fam. 140 : 38, fig. VI, 4 (1946).

OUEST : Env. de Majunga, *Perrier 13005* (P, syntype), 14662 (P, lectotype); env. de Tsiandro, 500-600 m, *Leandri 1982*; *ibid.*, plateau du Bemaraha, *SF 6766*; Antsalova, *RN 4663*.

3. *Tisonia Leandriana* Perrier

Mém. Mus. Nat. d'Hist. Nat. Paris, n. s., **13**, 3 : 274 (1940); in Fl. Madag., Fam. 140 : 39, fig. VI, 5 (1946); RETHORÉ, *Adansonia*, n. s., **3**, 2 : 236, pl. 1, 3-4 (Pollen) (1963).

OUEST : Secteur du Menabe, Tsingy du Bemaraha, lisières N, à Ouest d'Andranoboka, *Leandri 569* (K; P, type).

NOTE : Espèce très voisine à la *T. Danguyana*, et peut-être pas vraiment différent ni d'elle ni du *T. Keraudrenæ*.

4. *Tisonia rubescens* Danguy

Not. Syst. **3** : 106 (1915); PERRIER, Mém. Mus. Nat. d'Hist. Nat. Paris, n. s., **13**, 3 : 274 (1940); in Fl. Madag., Fam. 140 : 36, fig. VI, 3 (1946).

SAMBIRANO : probablement de la presqu'île d'Ampasimena, *Baron 6244* (K; P, type, cit. « 624 »); basse vallée du Sambirano, *Perrier 15457*; presqu'île d'Ambato, *Perrier 2365* (P, cit. « 2305 »); Nossibé, forêt du Lokobé, *SF 11410*, *RN 11643*; env. d'Ambanja, *SF 3789*, 7958.

CENTRE (Nord) : Plateau de Marofamano, massif à l'Est de Mangindrano (Bealanana), 1650 m, *SF 985*.

5. *Tisonia crenata* Sleumer, *sp. nov.*

Arbor parva. Ramuli in partibus juvenilibus breviter subappresse flavo-pilosi, dense lenticellis pallidis anguste oblongis obsiti, in partibus

vetustioribus glabrati et cinereo-corticati. Folia oblonga vel subobovato-oblonga, apice per 5-10 mm sat abrupte subacuminata, basi late in petiolum cuneata, firme chartacea vel subcoriacea, supra initio costa nervisque pilosis exceptis, denique omnino glabra, subtus ad costam et nervos laterales dense vel laxius, ad venas laxe vel laxissime subappresse brevipilosa, in vera facie glabra, ætate \pm complete glabrata, regulariter glanduloso-crenata (crenaturis obtusis 1-1,5 mm altis), (8-) 10-15 cm longa, 3,5-6 cm lata, nervis lateralibus 7-9-paribus curvatis vel strictius ascendentibus subtus tantum prominentibus, reticulo venarum et venularum sat laxo supra vix, subtus bene prominulo; petioli pubescentes, cito rugoso-corticati, 1-1,3 cm longi, 1,5-2 mm crassi; stipulæ subpersistentes anguste lanceolatae, c. 6 mm longæ. Flores ad cymas axillares 3-5 (-7)-floras et 3(-5) mm longe pedunculatas digesti; pedicelli graciles, dense cinereo-pilosi, in tertio inferiore articulati, sub anthesi c. 1, sub fructu usque ad 1,5 cm longi. Sepala submatura ovato-rotundata, basi leviter cordata, rubescentia, utrinque pubescentia, venosa, usque ad 2 cm diam. visa. Petala 3, oblanceolato-linearia, acuminata, albo-tomentella, c. 1 cm longa. Filamenta glabra. Discus nullus. Ovarium albo-hirsutum; styli elongati liberi.

NORD : Forêt d'Ambre, 1 000 m, *Humbert 32113, 32114*; entre Andrafiabe et Ananambao-Anivorano, *SF 6699*; massif d'Andrafiarana, *SF 8224*.

SAMBIRANO : Base du Massif du Bekolosy (Manongarivo), escarpements dominant la rive droite de l'Antsahankolana, fl. XI-1954, *SF 11464 Capuron* (P, type).

OUEST : Ampanasanify, Maevatanana, *SF 4284*.

6. *Tisonia Baronii* Danguy

Not. Syst. **3** : 106 (1915); PERRIER, Mém. Mus. Nat. d'Hist. Nat. Paris, n. s., **13**, 3 : 274 (1940); in Fl. Madag., Fam. 140 : 35, fig. VI, 1 (1946).

— *T. Whitei* EXELL, J. Bot. 69 : 99 (1931) ; LEANDRI, Adansonia, ser. 2, **3**, 2 : 234, en texte (1963).

NORD : sans localité : *Baron 5432* (P), *6146* (K, P, type de *T. Baronii*; bassin sup. de la Loky, *Perrier 2318*; Ambilobe, 25 km au N. d'Anaborano, *E. I. White* (BM, type de *T. Whitei*); *ibid.*, vallée de l'Ifasy en aval d'Anaborano, 50-200 m, *Humbert et Capuron 25905*; *ibid.*, aux env. d'Iraro, *SF 3076*.

SAMBIRANO : Env. d'Ambanja, *SF 6121*; massif du Bekaka, près de Benavony *SF 18910*.

7. *Tisonia Humbertii* Perrier

Mém. Mus. Nat. d'Hist. Nat. Paris, n. s., **13**, 3 : 275 (1940); in Fl. Madag., Fam. 140 : 40, fig. VII, 1 (1946).

Var. *Humbertii*

OUEST (Nord) : Analamera, rive droite de l'Analabe, affl. du Rodo, *Humbert 19187* (type de *T. Humbertii*)

Var. *nuda* Sleumer, var. nov.

Arbor 15-20 m alta, trunco 25 cm diam. Ramuli graciles, juveniles glabri. Folia oblonga, apice per c. 1 cm obtuse subacuminata, basi in petiolum cuneata, tenuiter coriacea, glabra et imprimis supra lucida, glanduloso-subcrenato-undulata vel integra, 6-11 cm longa, 3-4 cm lata, nervis lateralibus 6-8-paribus, superioribus inferne subrectis, inferioribus omnino cur-

vatis, utrinque cum reticulo venarum venularumque parum sed distincte elevatis; petioli 5-7 mm longi, 1 mm crassi; stipulae scariosae minutae, caducae. Flores ad cymas axillares solitarias vel binas 3-5-floras et 3-10 mm longe pedunculatas digesti; pedicelli gracillimi, minute puberuli, medio vel infra medium articulati, 5-10 mm longi. Sepala submatura ovata, basi cordata, alba, membranacea, vix venosa, extus laxe, intus dense puberula, usque ad 1,5 cm diam. visa. Petala nulla. Filamenta glabra. Discus nullus. Ovarium glabrum; styli inferne connati, apice per 2 mm tantum liberi.

EST (Nord) : Forêt Orientale, vallée de l'Andalangy (affl. de la rive droite de l'Androranga), distr. Sambava, c. 200 m, fl. 11-XI-1950, *SF 805 Capuron* (P, type).

QUEST : Analava, forêt d'Ambondro-Ampasy, *SF 18839*.

8. *Tisonia Capuronii* Sleumer, *sp. nov.*

Frutex e coll. magnus. Ramuli graciles, vetustiores elongati pauci, laterales abbreviati numerosi, cito corticati lenticellisque parvis subrotundis pallidioribus obtecti, novelli brevissimi et flavo-pilosi, folia paucigerentes. Folia subrotundata usque ovato-elliptica, apice obtusa, basi \pm rotundata, firme chartacea, in sicco virescentia, inferne basi sicut in petiolo breviter flavo-pubescentia, ceterum glabra, grosse subserrato-crenata, 1,5-2,5 (-3,2) cm longa, 0,8-1,6 (-2,5) cm lata, nervis lateralibus 3-4-paribus inter sese ante marginem curvato-conjunctis, cum reticulo venarum venularumque utrinque arcte prominulis; petioli graciles, 1-2 mm longi; stipulae lineari-lanceolatae, vix 1 mm longae, caducae. Flores in axillis 1-3 ramuli novelli solitarii, basi bracteis parvis suffulti; pedicelli gracillimi, patenter pilosuli, 4-6 mm longi. Sepala submatura ovata, basi leviter cordata, membranacea, vix venosa, margine glanduloso-subserrata, glabra, albida, usque ad c. 8 mm longa et 5 mm lata visa. Petala nulla. Filamenta glabra. Disci lacinae subnullae. Ovarium subdense pilosum; styli elongati 3.

NORD (Est) : Restes de forêt sur la piste reliant Andrafiabe à la baie de Rigny, au S.E. de Diégo Suarez, fl. 29-XI-1958, *SF 20144 Capuron* (P, type); P. K. 10, route d'Orangea, Diégo Suarez, *SF 22722*.

9. *Tisonia palmatinervis* Sleumer, *sp. nov.*

Frutex vel arbor, ut videtur, parva. Ramuli graciles, apicibus molliter hirsutuli, deorsum cito corticati lenticellisque minutis rotundis obsiti. Folia elliptica vel obovato-elliptica vel-oblonga, apice breviter obtuse attenuata, basi late cuneata vel subrotundata, tenuiter chartacea, in sicco brunneo-nigrescentia, supra laxe, subtus densius (imprimis ad costam et nervos) flavescenti-hirsutula tactuque mollia, sat grosse subserrato-crenata, 3-6,5 cm longa, (2-) 2,5-4 cm lata, nervis lateralibus 3-4(-5)-paribus, infimis 2 vel 3 usque ad 1,5 supra laminae basin angulo acuto a costa abeuntibus stricteque ascendentes, ceteris in lamina superiore parte a costa angulo multo latiore abeuntibus \pm curvatis, omnibus in statu sicco lamina pallidioribus, supra vix, subtus parum elevatis, reticulatione venularum utrinque sat obscuro; petioli graciles hirsutuli 2-3 mm longi; stipulae lanceolatae hirsutulae subpersistentes c. 2 mm longae. Flores ex axillis superioribus duabus solitarii; pedicelli gracillimi subpatenter pilosi, in statu fere fructifero 5-6 mm longi. Sepala, ut videtur, fere matura ovato-acuminata, cordata, membranacea, venosa, utrinque laxe pilosa, florendi tempore probabiliter

albida, usque ad 1,5 cm longa et 1 cm diam. visa. Petala nulla. Discus nullus. Filamenta glabra. Ovarium laxe pilosum; styli elongati liberi.

NORD : Diégo Suarez, collines et plateau calcaires de l'Ankarana du Nord, forêt tropophile vers la grotte du Fanihy, 30-350 m, fr. submat. 24-1-29-2-1960, *H. Humbert 32752* (P, type).

10. **Tisonia Cloiselii** Danguy

Not. Syst. **3** : 105 (1915); **PERRIER**, Mém. Mus. Nat. d'Hist. Nat. Paris, n. s., **13**, 3 : 275 (1940); in Fl. Madag., Fam. 140 : 42, fig. VII, 4 (1946).

EST (Sud) : Fort Dauphin, *Cloisel 100* (P, lectotype), *231* (BM; P, syntype).

11. **Tisonia Coursii** Perrier

In Fl. Madag., Fam. 140 : 42, 125 (1946).

EST (Nord) : Maroantsetra, col d'Ambatondradama, 600 m, *SF 8787*.

EST : Anosibe, au SE. de Moramanga, 700 m, *Cours 885* (P, type); Ampandra-manana, Vohipeno, *SF 6502*.

NOTE : D'une ressemblance remarquable avec le *T. Baillonii* dans les feuilles, mais avec l'ovaire velu.

12. **Tisonia Baillonii** Sc. Elliot

J. Linn. Soc. **29** : 3 (1891).

EST (Sud) : Env. de Fort Dauphin, *Scott Elliot 2590* (K, type; P); ibid., col de Tsi-tongambarika, Mahatalaky, *RN (sans numéro) 9-XII-1949* (P); Ifanadiana, Faliarivo (Ambohimanga du Sud), *SF 16125*.

NOTE : Cette espèce a des inflorescences subsessiles et est bien distincte du *T. glabrata* Baill. auquel elle fut réunie par **PERRIER**.

Spécimen très voisin quant aux caractères floraux au *T. Baillonii*, mais feuilles d'une nervation un peu distincte :

NORD (Est) : Andapa, bassin de la Lokoho, massif de Marojej, 800 m, *Humbert et Capuron 22075*.

13. **Tisonia glabrata** Baillon

Bull. Soc. Linn. Paris **1** : 571 (1886); **PERRIER**, Mém. Mus. Nat. d'Hist. Nat. Paris, n. s., **13**, 3 : 275, p. p. typica (1940); in Fl. Madag., Fam. 140 : 43, p. p. typica (1946).

EST : Ile Sainte-Marie, *Bernier 381* (P, type); partie S de la forêt de Kalalao, *SF 28792 bis* (stérile).

Peut-être conspécifique, mais à feuilles courtement pétiolées, oblongues, un peu cordées à la base, mesurantes 22-42 cm de longueur, et 8-18 cm de largeur :

EST (Nord) : Maroantsetra, massif de Farankaraina, fr., *SF 6152* (P).

Peut-être conspécifique, mais à feuilles arrondies ou largement elliptiques, profondément cordées à la base, mesurantes 15-21 cm de longueur, et 12-14 cm de largeur :

EST (Nord) : Maroantsetra, massif de Farankaraina, *SF 18317*.

Peut-être conspécifique, mais à inflorescences plus courtes :

EST (Nord) : Env. du Cap-Est, au S. d'Antalaha, *SF* 27766.

14. *Tisonia ficulnea* Baillon

Bull. Soc. Linn. Paris **1** : 568 (1886); GRANDIDIER, Atlas : t. 108 et 109 (1886); DURAND et SCHINZ, *Consp. Fl. Afr.* **1** : 219 (1898); PERRIER, *Mém. Mus. Nat. d'Hist. Nat. Paris*, n. s., **13**, 3 : 276 (1940); in *Fl. Madag.*, Fam. 140 : 44 (1946).

— *T. velutina* BAILLON, Bull. Soc. Linn. Paris **1** : 572 (1886); DURAND et SCHINZ, *Consp. Fl. Afr.* **1** : 219 (1898).

NORD (Est) : sans localité, *Humboldt s.n.* (P, type de *T. ficulnea*); Siralalana, *Humboldt* 619 (K; P, type de *T. velutina*); montagne d'Ambohimarangitra, 450 m, *Cours* 3170; vallée de la Lokoho, *Humboldt* 22390; Maroantsetra à Antalaha, env. d'Ankovana, *SF* 8748; baie d'Antongil, *Perrier* 2079.

15. *Tisonia coriacea* Sc. Elliot

J. Linn. Soc. **29** : 3 (1891); WARB. in E.P., *Nat. Pflfam.* ed. 1, III, 6a : 42, fig. 16, G-H (1893); DURAND et SCHINZ, *Consp. Fl. Afr.* **1** : 219 (1898); GILG in E.-P., *Nat. Pflfam.* ed. 2, **21** : 437, fig. 199, G-H (1925); PERRIER, *Mém. Mus. Nat. d'Hist. Nat. Paris*, n. s., **13**, 3 : 276 (1940); in *Fl. Madag.*, Fam. 140 : 45, fig., VII, 2-3 (1946); RETHORÉ, *Adansonia*, ser. 2, **3**, 2 : 236, pl. 1, 1 et 2 (Pollen) (1963).

— *T. Faucherei* DANGUY, Bull. Mus. Paris **26** : 252 (1920); LECOMTE, Bois Forêt Analamazaotra : 93 (1922).

Var. *coriacea*

NORD (Est) : Sambava, Antsahahely, *SF* 1141; forêt sur la piste Antongondria-Antsahovy, *SF* 862; vallée de l'Andalangy, affl. de l'Androranga, 250-350 m, *SF* 806 bis, 807; vallée inf. de l'Androranga, 100-250 m, *Humboldt* et *Capuron* 23941; Andapa, *RN* 8846, 8854; vallée de l'Andramonta, 700 m, *SF* 914; bassin de Lokoho, 900 m, *Humboldt*, *Capuron* et *Cours* 24509, *RN* 11748; Mont Anjanaharibe, 800-1100 m, *Cours* 3878, 3880. Maroantsetra, massif de l'Androrona, bassin de la Fananehana, 700 m, *SF* 8994; massif du Beanjada, haut-bassin de la Sahafihitra, 700 m, *SF* 8854; env. de Beanana, bassin de la Rantabe, 600 m, *SF* 9075. Forêt d'Analamateza au S. d'Antsirabe-Nord, *SF* 27606. Manarara-Nord, Befoza, 370 m, *SF* 26111.

EST : Soanierana-Ivongo, *RN* 10342, 10344. Fénérive-Tampolo, *SF* 15350, 15706. Vavatenina, *RN* 7766, 8706, 9470. Tamatave, *Baron* 6009 (K, P), *RN* 2475, 6425, 8038. Moramanga, *Cours* 869, *RN* 1260, *SF* 2635, 2901; Périnet (Analamazaotra), *Perrier* 4645, 4673, *RN* 1260, *SF* 1177, 1390, 2515, 12073, 12437, *Thouvenot* 54 (K; P, type de *T. Faucherei*), *Ursch* 61; Ambodimanga, *SF* 26428. Bassin inf. du Mangoro, *Perrier* 13321, 18163. Nosy Varika, Antetazambato, *SF* 13723. Farafangana, *SF* 16165. Bassin du Mananara, *Perrier* 2095, *SF* 4481. Env. de Fort Dauphin, *Scott Elliot* 2744 (K, type de *T. coriacea*; P), *Cloisel* 210, 217.

Var. *Louvelii* Perrier

Mém. Mus. Nat. d'Hist. Nat. Paris, n. s., **13**, 3 : 277 (1940) « louveli »; in *Fl. Madag.*, Fam. 140 : 47 (1946).

EST : Maroantsetra, Ampana, *Louvel* 74 (P, type). Sakalava, Fort Carnot, *SF* 6528, 7059.

Rijksherbarium,
LEIDEN-HOLLANDE.

POLLEN MORPHOLOGY, CLASSIFICATION AND PHYLOGENY OF PALMAE

by G. THANIKAIMONI¹

SOMMAIRE : Nous avons étudié les grains de pollen de 800 espèces appartenant à 193 des 226 genres des Palmiers. On y rencontre 27 types de pollen. L'endexine est pratiquement absente dans le pollen et il y a une sole épaisse. La Malaisie et la Nouvelle Guinée sont les centres de diversification maximum des Palmiers. Une classification nouvelle en tenant compte des corrélations entre les caractères morphologiques et polliniques a été établie. Nous avons retrouvé l'évolution des caractères polliniques et évalué la valeur phylogénique de neuf caractères morphologiques des Palmiers. Puisque chacune des sous-familles montre au moins quelques caractères évolués, aucune ne peut être considérée comme entièrement primitive. L'affinité palynologique des Palmiers est plus marquée avec les Liliales *s.l.* qu'avec les Arales.

SUMMARY : There are 27 types of pollen grains in *Palmae*, 800 species belonging to 193 genera were studied. Endexine is practically absent. A thick foot layer is present. Malesia and New Guinea are the centres of maximum diversification of palms. A new classification based on the correlations between morphological and pollen characters has been proposed. We have traced the evolution of pollen characters and evaluated the phylogenetic value of nine morphological characters of palms. Since every one of the subfamilies show at least some evolved characters, none of them could be considered as entirely primitive. The palynological affinity of palms is more marked with the Liliales *s.l.* than with the Arales.

INTRODUCTION

Palms are the « Princes » of Plant Kingdom. This royal family has attracted the attention of several research workers. We have quite a lot of palm monographs. Yet our knowledge of this majestic family is far from complete. There are a number of classifications of palms but still there is a need of a better one. Whether the palms represent one family or an order of many families is a question raised often and again. The problem of their phylogenetic affinities is a much discussed one. We have therefore undertaken a thorough study of the pollen grains of this group and examined 800 species belonging to 193 of the 226 genera. We present here a brief resume of the most important results of our study. This constitute a part of the thesis² presented at the University of Montpellier (THANIKAIMONI, 1970).

1. This study has been completed in the Laboratoire de Palynologie, C.N.R.S., Montpellier (équipe de recherche n° 25) under the direction of Dr. M. VAN CAMPO.

2. Thèse inscrite aux archives originales du Centre de Documentation du C.N.R.S., 15, quai Anatole-France, Paris (VII^e) sous le numéro A.O. 4173.

TERMINOLOGY

APERTURE : sulcate = pollen with an elongated distal furrow.

Extensive-sulcate = pollen with the extremities of the sulcus extending beyond the equator.

Meridionosulcate = pollen with an annular furrow, distal in origin and encircling the pollen as a meridional girdle.

Ulcerate = pollen with a more or less circular distal aperture.

Colpate = pollen with elongated meridional furrow.

Porate = pollen with a more or less circular equatorial aperture.

EXINE : Ectexine consists of a thick foot layer (sole) on which we find the columella supporting a more or less perforated tectum. The exine of *Caryota* is intectate. In *Lepidocaryum*, the exine is spinulate with two sorts of spinules : small ones placed directly on the foot layer and big ones supported by columella.

Endexine is absent in the pollen grains of *Cocos nucifera*, *Caryota urens* and *Nypa fruticans* which we have studied with the help of electron microscope. This layer is absent or hardly visible in the pollen grains of the other species of palms observed with Wild M 20 microscope.

PRINCIPAL POLLEN TYPES AND THEIR GEOGRAPHICAL DISTRIBUTION

Based on the nature of aperture and ornamentation we recognize 27 pollen types. We give below their geographical distribution and the name of genera belonging to each type.

1. POLLEN MONOSULCATE; EXINE SMOOTH OR SCABROUS (TECTATE),
FOVEOLATE OR FINELY RETICULATE (SEMITECTATE).

Pantropical : *Cocos*.

Africa, Madagascar, Asia : *Phœnix*.

Africa, Madagascar, Neotropics : *Raphia*.

Asia, Australia : *Actinokentia*, *Actinorhytis*, *Archontophœnix*, *Balaka*, *Basselinia*, *Benlinckia*, *Burreliokentia*, *Calyptrocalyx*, *Campecarpus*, *Clinostigma*, *Coleospadix*, *Corypha*, *Cyphokentia*, *Cyphophœnix*, *Cyphosperma*, *Cyrtostachys*, *Drymophlœus*, *Gigliolia*, *Gronophyllum gibbsianum*, *Gulubia*, *Heterospathe*, *Howeia*, *Hydriastele*, *Iguanura*, *Johannesteijsmannia*, *Kentiopsis*, *Laccospadix*, *Leopoldinia*, *Licuala*, *Linospadix*, *Livistona*, *Loxococcus*, *Nannorrhops*, *Neoveitchia*, *Normanbya*, *Orania*, *Paralinospadix*, *Pholidocarpus*, *Physokentia*, *Pigafella*, *Pinanga rigida*, *P. Wrayi*, *Ptychandra clemensiana*, *P. glauca*, *Ptychococcus*, *Ptychoraphis*, *Ptychosperma*, *Rehderophœnix*, *Rhapidophyllum*, *Rhapis*, *Rhopalostylis*, *Satakentia*, *Solfia*, *Strongylocaryum*, *Trachycarpus*, *Veitchia*.

Africa : *Ancistrophyllum*, *Jubaeopsis*, *Oncocalamus*, *Podococcus*.

Madagascar region : *Acanthophœnix*, *Antongilia*, *Beccariophœnix*,

Chrysalidocarpus, *Dictyosperma aureum*, *Dypsis heterophylla*, *Hyophorbe*, *Lodoicea*, *Marojejya*, *Mascarena*, *Neodypsis*, *Neophloga*, *Nephrosperma*, *Phloga schefferiana*, *Roscheria*, *Sindroa*, *Verschaffeltia*, *Vonitra*.

Neotropics : *Acelorrhaphe*, *Acrocomia*, *Astrocaryum*, *Asterogyne*, *Bactris*, *Barbosa*, *Brahea*, *Butia*, *Calyptrogyne*, *Calyptronoma*, *Chamædorea*, *Chelyocarpus*, *Coccothrinax*, *Colpolhrinax*, *Copernicia*, *Cryosophila*, *Erythea*, *Eulerpe*, *Gastrococos*, *Gaussia*, *Geonoma*, *Hemithrinax*, *Hyospathe*, *Juania*, *Jubaea*, *Lylocaryum*, *Microcælum*, *Morenia*, *Cenocarpus*, *Opsiandra*, *Parajubaea*, *Pholidostachys*, *Phylelephas*, *Polyandrococos*, *Prestlæa*, *Reinhardtia*, *Rhyticocos*, *Sabal*, *Serenoa*, *Syagrus*, *Synechanthus*, *Tænianthera*, *Thrinax*, *Trithrinax*, *Washingtonia*, *Wendlandiella*, *Zombia*.

2. POLLEN MONOSULCATE, EXINE FOVEOLATE, FOSSULATE OR RUGULATE (SEMITECTATE).

Malesia : *Chambeyronia*, *Veitchia*.

Mascarenes : *Lalania*.

Africa, Madagascar : *Elaeis s.s.*, *Medemia*.

Neotropics : *Aiphanes*, *Allagoptera*, *Arecastrum*, *Arikuryroba*, *Astrocaryum*, *Allalea*, *Bactris*, *Chamædorea*, *Coccothrinax*, *Corozo*, *Desmoncus*, *Geonoma spixiana*, *Jessenia*, *Manicaria*, *Markleya*, *Maximiliana*, *Metasocratea*, *Orbignya*, *Parascheelea*, *Rhopaloblaste*, *Roystonea*, *Scheelea*, *Syagrus coronata*, *Tænianthera acaulis*, *Thrinax radiata*.

3. POLLEN MONOSULCATE, EXINE COARSELY RETICULATE (SEMITECTATE).

Asia: *Adelonenga*, *Areca*, *Eugeissona brachystachys*, *Gronophyllum microcarpum*, *Gulubia macrospadix*, *Licuala peltata*, *L. spinosa*, *Nenga*, *Pinanga*.

Neotropics : *Acrocomia*, *Ceroxylon*, *Neonicholsonia*, *Pseudophœnix*.

4a. POLLEN MONOSULCATE, EXINE BACULATE (INTECTATE).

Asia, Australia : *Caryota* (operculate in *C. milis*, *C. urens*).

Madagascar : *Dypsis*, *Phloga nodiflora*.

4b. POLLEN MONOSULCATE, EXINE CLAVATE AND BACULATE (INTECTATE).

Malesia : *Pinanga coronata* (clavæ supported by columella, free bacules in between columella).

5a. POLLEN MONOSULCATE, EXINE CLAVATE (INTECTATE).

Mauritius : *Deckenia*.

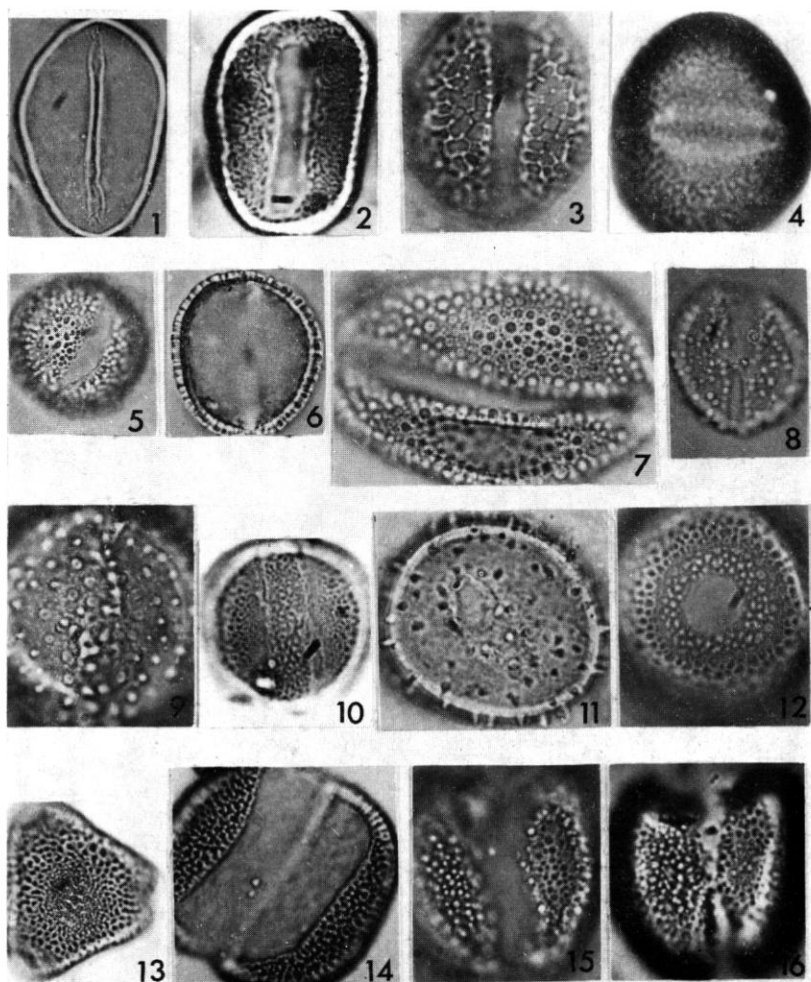
Neotropics : *Iriarlea*.

5b. POLLEN MONOSULCATE, EXINE CLAVATE (TECTATE).

Malesia, Ceylon : *Oncosperma*.

6. POLLEN MONOSULCATE, EXINE GEMMULATE (INTECTATE?).

Indomalesia : *Pinanga hookeriana*.



Pl. 1. — *Calyptronomia dulcis* $\times 1\,000$; 2, *Aiphanes caryotaefolia* $\times 1\,000$; 3, *Nenga wendlandiana* var. *malaccensis* $\times 1\,000$; 4, *Caryota urens* $\times 1\,500$, not acetolysed; 5, 6, *Iriarteia corneto* $\times 500$; surface view and optical section; 7, *Pinanga Hookeriana* $\times 1\,000$; 8, *Cyrtostachys phanerolepis* $\times 500$; 9, *Catoblastus praemorsus* $\times 1\,000$; 10, *Iriartella setigera* $\times 1\,000$; 11, *Louvelia madagascariensis* $\times 1\,000$; 12, *Louvelia albicans* $\times 1\,000$; 13, *Sclerosperma Mannii* $\times 500$; 14, *Eugeissona triste* $\times 400$; 15, 16, *Salacca edulis* $\times 1\,000$.

7. POLLEN MONOSULCATE, EXINE VERRUCATE (SEMITECTATE).

Malesia : *Cyrtostachys phanerolepis*.

Neotropics : *Bactris*.

Africa, Madagascar, Asia : *Borassus*, *Hyphæne*.

8a. POLLEN MONOSULCATE, EXINE SPINULATE (INTECTATE), SPINULES OF 2 TYPES : BIG AND SMALL.

Neotropics : *Caloblastus*, *Catostigma*, *Socratea*, *Wellinia*, *Welliniicarpus*.

Asia, Australia : *Arenga*, *Caryota obtusa* var. *æqualiorialis*, *Wallichia*.

- 8b. POLLEN MONOSULCATE, EXINE SPINULATE (INTECTATE?) SPINULES OF 2 TYPES : BIG ONES SUPPORTED BY COLUMELLA AND SMALL ONES NOT SUPPORTED BY COLUMELLA.

Neotropics : *Lepidocaryum*, *Maurilia*, *Mauriliella*.

- 8c. POLLEN MONOSULCATE, EXINE SPINULATE (SEMITECTATE).

S. E. Asia : *Pinanga Griffithii*.

Seychelles : *Phœnicophorium*.

Mauritius : *Dictyosperma album*.

9. POLLEN MONOSULCATE-PONTOPERCULATE, EXINE RETICULATE (SEMITECTATE).

Neotropics : *Iriartella*.

Mediterranean region : *Chamaerops*.

10. POLLEN ULCERATE, EXINE SPINULATE (TECTATE).

Madagascar : *Louvelia madagascariensis*, *Ravenea*.

11. POLLEN ULCERATE, EXINE RETICULATE (SEMITECTATE).

Madagascar : *Louvelia albicans*.

Malesia : *Areca caliso*, *Borassodendron*.

Neotropics : *Ammandra*.

12. POLLEN TRIULCERATE, EXINE RETICULATE (SEMITECTATE).

West Africa : *Sclerosperma*.

13. POLLEN EXTENSIVE-SULCATE, EXINE FOVEOLATE OR FINELY RETICULATE (SEMITECTATE).

West Africa : *Eremospatha*.

S. E. Asia : *Plectocomia Griffithii*.

14. POLLEN EXTENSIVE-SULCATE, EXINE COARSELY RETICULATE (SEMITECTATE).

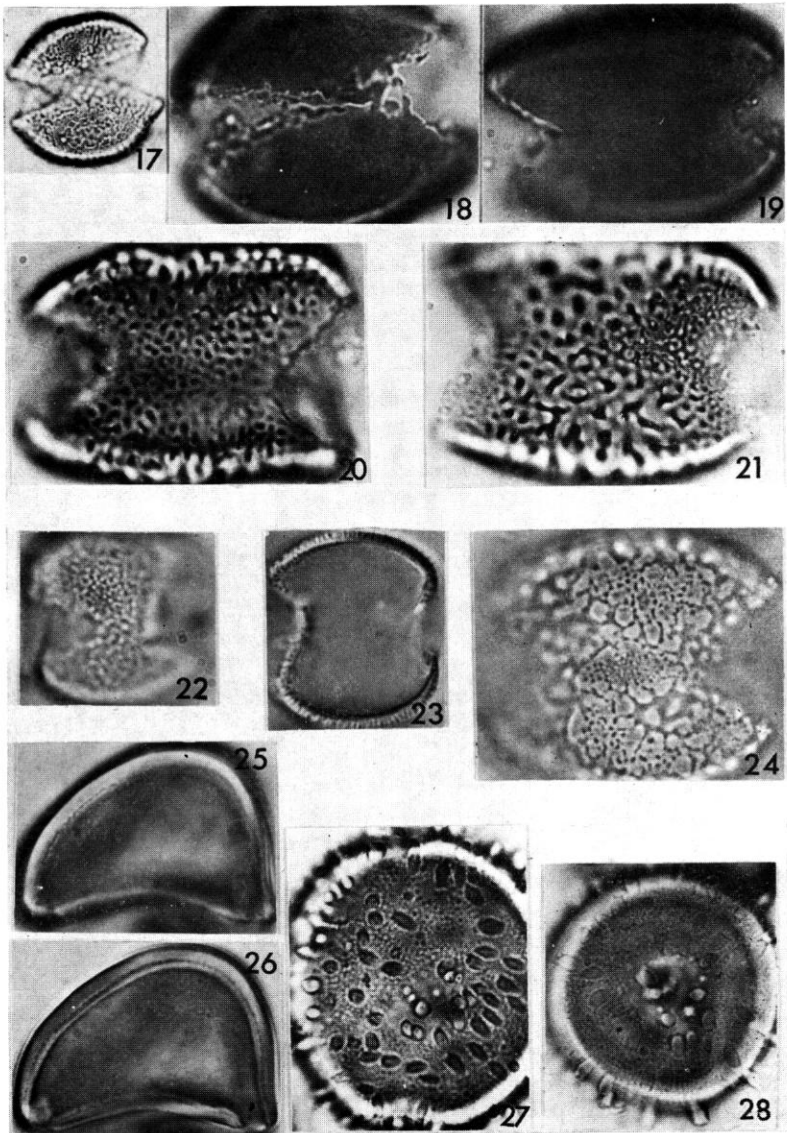
Malesia : *Eugeissona*.

15. POLLEN EXTENSIVE-SULCATE, EXINE CLAVATE (TECTATE).

Malesia, Ceylon : *Oncosperma*.

16. POLLEN EXTENSIVE-SULCATE, EXINE CLAVATE (INTECTATE); CLAVAE CROWNED WITH ONE TO FOUR SPINULES.

Malesia : *Korthalsia scaphigera*.



Pl. 2. — 17, *Calamus andamanicus* $\times 500$; 18, 19, *Metroxylon sagu* $\times 1\,000$; distal and proximal views; 20, 21, *Metroxylon salomonense* $\times 1\,000$; distal and proximal views; 22, 23, *Daemonorhops fissa* $\times 1\,000$; surface view and optical section; 24, *Calamus gracilis* $\times 1\,000$; 25, 26, *Daemonorhops verticillaris* $\times 1\,000$; 27, 28, *Korthalsia rigida* $\times 1\,000$; 27, interporium; 28, pore.

17. POLLEN MERIDIONOSULCATE, EXINE FINELY RETICULATE (SEMI-TECTATE).
S. E. Asia : *Plectocomia Griffithii*.
- 18a. POLLEN MERIDIONOSULCATE, EXINE CLAVATE (INTECTATE), CLAVAE CROWNED WITH ONE TO FOUR SPINULES.
Malesia : *Korthalsia laciniosa* (King's collector, 1884, CAL); *K. scaphigera*.
- 18b. POLLEN MERIDIONOSULCATE, EXINE CLAVATE (TECTATE).
Malesia : *Salacca edulis*.
19. POLLEN MERIDIONOSULCATE, EXINE SPINULATE (SEMITECTATE).
Asia, Australia : *Nypa*, *Salacca*.
20. POLLEN DICOLPATE, EXINE SMOOTH OR SCABROUS (TECTATE) OR FOVEOLATE OR FINELY RETICULATE (SEMITECTATE).
Africa, Asia : *Calamus*.
Asia : *Bejaudia*, *Ceratolobus*, *Daemonorhops*, *Metroxylon amicarum*,
M. sagu, *Myrialepis*, *Plectocomia*, *Plectocomiopsis*, *Salacca secunda*.
21. POLLEN DICOLPATE, EXINE FOSSULATE AND RUGULATE (SEMITECTATE).
Asia : *Calamus*.
22. POLLEN DICOLPATE, EXINE COARSELY RETICULATE (SEMITECTATE).
Andaman Is., Salomon Is. : *Calamus longisetus*, *Metroxylon salomonense*.
23. POLLEN DICOLPATE, EXINE BACULATE (INTECTATE).
Andaman Is., Malesia : *Daemonorhops*.
- 24a. POLLEN DICOLPATE, EXINE CLAVATE (INTECTATE); CLAVAE CROWNED WITH ONE TO FOUR SPINULES.
Malesia : *Korthalsia tenuissima*.
- 24b. POLLEN DICOLPATE, EXINE SPINULATE (SEMITECTATE).
Malesia : *Ceratolobus glaucescens*.
25. POLLEN DICOLPATE, EXINE VERRUCATE (SEMITECTATE).
Asia, Australia : *Calamus*, *Cornera*, *Schizospatha*.
26. POLLEN DIPORATE, EXINE SMOOTH OR SCABROUS (TECTATE).
Malesia : *Eleiodoxa*, *Dæmonorhops verticillaris*.
- 27a. POLLEN DIPORATE, EXINE CLAVATE (INTECTATE); CLAVAE CROWNED WITH ONE TO FOUR SPINULES.
Malesia : *Korthalsia rigida* (rarely diporate-ulcerate).

- 27b. POLLEN DIPORATE, EXINE SPINULATE OR RARELY CLAVATE (INTEG-TATE); CLAVAE CROWNED WITH ONE TO FOUR SPINULES.
Malesia : *Korthalsia laciniosa* (Elmer, n° 16672).

It seems that Malesia and New Guinea are the centres of maximum diversification of palms. The neotropical region may be considered as another but less rich centre. The west african region is poor in genera and pollen types of palms. However, the triulcerate type is particular to this region. The Madagascar region, even though there is no *Coryphoideae* and very few *Lepidocaryoideae*, is rich in pollen types thanks to the *Arecoideae* which is well represented in this zone.

When we consider the distribution of the various pollen types in each of the nine subfamilies we note that the *Lepidocaryoideae* is the most diversified of all. We came across 17 pollen types in the 22 genera studied. Materials of the other three genera of this subfamily were not available for study. On the other hand, the *Arecoideae* which contains as many as 124 genera, of which we have studied 105, has only 13 pollen types. Either the palynological diversification of this subfamily is very limited or many of the Arecoid genera do not merit the rank of a distinct genus. The situation is the same in *Cocoideae* with only 4 pollen types for 27 genera (total number of genera 28) and *Coryphoideae* with only 4 pollen types for 26 genera (total number of genera 34).

CLASSIFICATION OF PALMAE

We propose a provisional classification of palms taking into account the correlations between pollen characters and classical morphological characters.

- I. — Fruit covered with scales; leaf pinnate (palmatifid or palmatinerved in *Mauritiæ*); vernation reduplicate; midrib with vascular bundles enclosed within a sclerotic cylinder; silica bodies of stigmata spherical; flower unisexual (bisexual in *Korthalsiæ*, *Ancistrophyllæ*, *Eugeissonæ*); fruit simple; endocarp not perforated (except in *Eugeissonæ*); seedling admotive. Pollen monosulcate in arborescent genera (except in *Metroxylon*), monosulcate or extensive-sulcate in genera with bisexual flower (except in *Korthalsia*); dicolpate, diporate, extensive-sulcate or meridonosulcate *Lepidocaryoideae*.
- II. — Fruit not covered with scales, leaf palmate, pinnate or bipinnate (simple in *Johannesteijsmannia*); vernation induplicate. Pollen never dicolpate or diporate :
 1. Leaf palmate; midrib prominent with several independent vascular bundles; silica bodies of

stigmata spherical, simple fruit; seedling
remotive :

- a) Flower unisexual, endocarp perforated :
 - seed with a single or no furrow. Pollen monosulcate; exine foveolate, fossulate, areolate or verrucate..... *Borassoideae*.
 - seed with many furrows. Pollen ulcerate; exine coarsely reticulate..... *Borassodendron*.
- b) Flower bisexual or polygamous; endocarp not perforated.
 - Pollen monosulcate; exine smooth, scabrous, reticulate or foveolate *Coryphoideae*.
 - Pollen monosulcate-pontoperculate, exine reticulate *Chamaerops*.
2. Leaf pinnate with basal segments short and spinulose; midrib not prominent, little vascularized; silica bodies of stigmata spherical; endocarp not perforated; seedling remotive. Pollen monosulcate, exine reticulate *Phoenicoideae*.
3. Leaf pinnate or bipinnate, main ribs prominent, vascular bundles enclosed within a sclerotic cylinder; silica bodies of stigmata hat-shaped. Flower unisexual. Simple fruit; endocarp not perforated; seedling remotive. Pollen monosulcate; exine baculate or spinulate..... *Caryotoideae*.

III. — Fruit not covered with scales. Leaf pinnate; vernation reduplicate; midrib prominent, vascular bundles enclosed within a sclerotic cylinder. Flower unisexual except in *Pseudophoenix* with bisexual or polygamous flowers. Pollen never dicolpate or diporate :

1. Simple fruit; silica bodies of stigmata spherical or hat shaped; seedling remotive or admotive :
 - a) Endocarp perforated. Pollen monosulcate or brevisulcate; exine smooth, scabrous, foveolate, fossulate, reticulate or verrucate; never baculate, gemmulate, clavate or spinulate. *Cocoideae*.
 - b) Endocarp not perforated :
 - Pollen monosulcate, extensive-sulcate, ulcerate or brevisulcate; exine smooth, scabrous, finely or coarsely reticulate, fossulate, verrucate, gemmulate, clavate, baculate or spinulate *Arecoideae* (including *Manicaria*).
 - Pollen triulcerate, exine reticulate.... *Sclerosperma*.
 - Pollen monosulcate-pontoperculate, exine reticulate *Iriartella*.
2. Multiple fruit :
 - a) Ovary composed of 3 carpels, unilocular 1-3 ovuled, only one is fertile; silica bodies of

stigmata hat-shaped; endocarp perforated;
seedling viviparous. Pollen meridionosulcate,
exine echinulate *Nypoideae*.

- b) Ovary composed of 4-9 carpels, with equal
number of 1-ovuled lobes all fertiles; silica
bodies of stigmata spherical, endocarp not
perforated; seedling remotive. Pollen mono-
sulcate (*Phytelephas*) or ulcerate (*Ammandra*);
exine reticulate *Phytelephantoideae*.

VALUE OF POLLEN CHARACTERS WITHIN THE SUBFAMILIES

ARECOIDEAE.

At the present state of our study we could not find any cogent correlation between the pollen characters and any other exomorphic characters of this subfamily.

BORASSOIDEAE.

We give below a classification of this subfamily emphasizing the correlation of classical characters and pollen characters.

I. — Seed with a single or no furrow. Pollen monosulcate :

- a) Stamens 6 in number; pollen verrucate :
— Homogenous endosperm. Pollen with distinct
warts.
* Seed without furrow. Pollen size : $L = 32-55 \mu$
..... *Hyphaene*.
* Seed with furrow. Pollen size : $L = 42-80 \mu$ *Borassus*.
— Ruminant endosperm. Pollen with flat warts
which are frequently fused into irregular
areoles. Pollen size : $L = 30-45 \mu$ *Medemia*.
- b) Stamens numerous. Pollen with perforated tectum :
— Fruit very big. Male flowers numerous in the
alveoles of the spadix. Pollen size : $L = 75-90 \mu$; exine thickness 3μ ; perforations in the
tectum 1μ or less in diameter *Lodoicea*.
— Fruit small. Male flowers solitary in the alveoles
of spadix. Pollen size : $L = 52-72 \mu$; exine
thickness $2.8-3.5 \mu$; perforations in the tectum
irregularly distributed or fused into fossules *Latania*.

II. — Seed with many furrows. Pollen ulcerate, coarsely reticulate, pollen size : $L = 90-100 \mu$ *Borassodendron*.

CARYOTOIDEAE.

* Leaf pinnate; endosperm homogenous; pollen monosulcate, spinulate.

- Pollen with spinules measuring 1.2-2.0 μ in diameter at the base and 2-3 μ in height..... *Arenga*.
- Pollen with spinules measuring 1-1.5 μ in diameter at the base and 1.5-2 μ in height..... *Arenga porphyrocarpa*.
- Pollen with spinules measuring 2-2.5 μ in diameter at the base and 4-5 μ in height..... *Arenga pinnata*.
- Pollen with spinules measuring 1 μ in diameter at the base and 1.5 μ in height..... *Wallichia*.

* Leaf bipinnate; endosperm ruminant; pollen monosulcate, sometimes operculate; exine baculate..... *Caryota*.

COCOIDEAE.

Cocos s. l.: All the variations of pollen morphological characters found among the species of *Cocos s. l.* (*Syagrus*, *Arecastrum*, *Rhylicocos*, *Barbosa*, *Arikuryroba*, *Microcoelum*, *Lylocaryum*, *Polyandrocos*, *Jubaea*, *Parajubaea*, *Jubaeopsis*, *Bulia*, *Allagoptera*) overlap one another and sometimes they are seen in one and the same species (ex. *Cocos nucifera*). We therefore consider *Cocos* as a multispecific genus of wide distribution with its centre of gravity situated in tropical America.

Elæis s. l.: Pollen morphological characters do not allow a separation of the three species of *Elæis* into three monotypic genera.

Attalea s. l.: When we examine the pollen grains of *Attalea s. l.* (*Maximiliana*, *Markleya*, *Orbignya*, *Scheelea*, *Parascheelea*) we note that there is a tendency towards the augmentation of the exine thickness and the reduction of aperture which finds its maximum expression in *Parascheelea*. Thus our study gives support to the contention that all these genera belong to but one large genus *Attalea* (PUNT and WESSELS BOER, 1966).

Bactris s. l.: The pollen grains of *Guilielma*, *Pyrenoglyphis*, and *Yuyuba* are not different from those of *Bactris*. Hence their inclusion in the latter is palynologically justified.

Acrocomia and *Gastrococos*: The only difference noticed between the pollen grains of these two genera lies in their size: *Acrocomia*: L = 62-70 μ ; *Gastrococos*: L = 47-50 μ .

We have examined the pollen grains of only three species of *Acrocomia*. It is necessary to study the pollen grains of the remaining 22 genera of this genus to know whether small sized pollen grains are limited only to *Gastrococos*.

Astrocaryum: The two sub-genera of this genus are pollen morphologically very distinct:

Monogynanthus: aperture elongated, elliptical.

Pleiogynanthus: aperture wide, circular or triangular.

CORYPHOIDEAE.

On the whole the genera of this subfamily are very much similar in their pollen characters. There is no absolute correlation between pollen characters and other characters of this subfamily. We find all the three types of exine, simplibaculate, duplibaculate and pluribaculate, in one and the same pollen (ex. *Coccothrinax*, *Licuala*, *Sabal*, *Thrinax*, *Washingtonia*). It is equally difficult to separate the genera after the pollen size. The only genera which one could identify somewhat easily are *Cryosophila* with mostly trichotomosulcate pollen and *Chamaerops* with monosulcate-pontoperculate pollen.

LEPIDOCARYOIDEAE.

In the following classification we have tried to bring out the correlation of pollen characters with other characters.

- I. — Leaf palmatifid or palmately nerved; arborescent palms; endocarp thin and membranous. Pollen monosulcate, sometimes brevisulcate or ulcerate *Mauritiaceae*.
- II. — Leaf pinnate, very rarely digitate or penninerved :
 1. Arborescent palms :
 - a) Bisexual palms; endocarp woody, porate at the base :
Pollen monosulcate or extensive-sulcate....
..... *Eugeissoneae* (only one genus, *Eugeissona*).
 - b) Monoecious palms; endocarp thin, membranous:
— seed ruminated. Pollen monosulcate,
rarely ulcerate
..... *Raphieae* (only one genus, *Raphia*).
— seed not ruminated. Pollen dicolpate...
..... *Metroxyleae* (only one genus, *Metroxylon*).
 - c) Dioecious palms; endocarp thin and membranous. Pollen monosulcate..... *Salacceae* : *Pigafetta*.
 2. Cæspitose or stemless palms :
 - a) Bisexual palms; endocarp woody, porate at the base.
Pollen monosulcate or extensive-sulcate....
..... *Eugeissoneae* (only one genus, *Eugeissona*).
 - b) Dioecious palms. Endocarp thin and membranous.
— seed not discoid. Pollen meridionosulcate
(except in *Salacca secunda* with dicolpate
pollen)..... *Salacceae* : *Salacca*.
— seed discoid. Pollen diporate. *Salacceae* : *Eleiodoxa*.
 3. Climbing palms or with lianous stem :
 - a) Bisexual palms :
* Rachis prolonged into a whip armed with

* According to WESSELS BOER (1965) *Mauritia*, *Mauritiella* and *Lepidocaryum* belong to one very natural and easily distinguishable genus. This opinion is corroborated also by our study : all the three are almost alike in pollen characters.

- leaflets modified into hooks. Pollen mono-sulcate or extensive-sulcate..... *Ancistrophyllae*.
Spathe present. Pollen monosulcate.
Flowers in glomerules. Pollen with smooth to scabrous exine, size : $L = 23-29 \mu$; exine thickness 1μ *Oncocalamus*.
Flowers in pairs. Pollen with perforate tectum; perforations $1-2 \mu$. Pollen size : $L = 42-68 \mu$ exine thickness 3μ *Ancistrophyllum*.
Spathe absent. Pollen extensive-sulcate.
Flowers in pairs. Pollen with foveolate exine; size : $L = 42-55 \mu$ *Eremospatha*.
* Adult leaf cirriferous, cirrus armed with claws. Pollen meridionosulcate, extensive-sulcate or diporate; very rarely diporate-ulcerate.. *Korthalsiae* (only one genus, *Korthalsia*)
b) Dioecious palms. Pollen dicolpate; sometimes extensive-sulcate or meridionosulcate in *Plectocomia*; rarely diporate in *Daemonorhops*.. *Calamaee*.

NOTE : We encounter a variety of pollen types within the genus *Calamus* s. s. The pollen characters of *Cornera*, *Schizospatha*, *Myrialepis*, *Plectocomiopsis* and *Ceratolobus* (with the exception of *C. glaucescens* having spinulate pollen) fall within the limit of pollen morphological variation of *Calamus* s. s. These genera are found to be similar also in anatomical characters (TOMLINSON, 1961). The genus *Daemonorhops* is morphologically and anatomically very distinct from *Calamus*. The species belonging to the section *Cymbospatha* of *Daemonorhops* have a very particular type of exine : intectate-baculate. The pollen grains of the other section, *Piptospatha*, of this genus (with the exception of *D. verticillaris* having diporate pollen grains) are similar to those of *Calamus*.

NYPOIDEAE.

Nypa, the only genus of this subfamily, is pollen morphologically homogeneous.

PHOENICOIDEAE.

Phoenix, the only genus of this subfamily, is pollen morphologically homogeneous.

PHYTELEPHANTOIDEAE.

We recognize two genera within this subfamily : *Phytelephas* with monosulcate pollen and *Ammandra* with ulcerate pollen.

EVOLUTION OF POLLEN CHARACTERS

EVOLUTION OF APERTURE :

Before the appearance of Angiosperms, no pollen grains or spores were provided with exclusively equatorial functional aperture. How the equatorial aperture, an angiosperm feature is obtained? Is it accomplished by one, or more than one way? It seems that the *Palmæ* furnish us with good examples. In this family we encounter two evolutionary tendencies, one leading to dicolpate condition and the other resulting in meridionosulcate condition. Both of them are evolved from monosulcate condition through extensive-sulcate condition. In the first case, found in the subfamily *Lepidocaryoideæ*, the distal part of the extensive-sulcus is constricted and eliminated in order to give rise to two meridional colpus. In the second case, found in the subfamilies *Lepidocaryoideæ* and *Nypoidæ*, the two extremities of the extensive-sulcus fuse at the proximal pole to form a meridionosulcus that encircles the pollen like a meridional girdle. (The meridionosulcus should not be confused with the zonosulcus found in *Nymphæaceæ*. In the latter the aperture is more or less equatorial and not meridional in position.)

We have also observed two tendencies of reduction of aperture size : monosulcate to ulcerate (ex. *Maurilia*) and dicolpate to diporate (ex. *Dæmonorhops*).

The triulcerate pollen type of *Sclerosperma* seems to have resulted by the elimination of the central portion of trichotomosulcus.

The aperture of pollen grains of palms are generally covered with a smooth membrane. The operculate (*Caryota*), pontoperculate (*Chamærops*, *Iriarotella*) and verrucate (*Melasocratea*) conditions appear to be secondary acquisitions of aperture membrane.

EVOLUTION OF EXINE :

It seems that there are two distinct tendencies of evolution of exine quite independent of aperture evolution. The pollen with tectate, smooth or scabrous exine possibly represents the basic type. The foveolate and reticulate types appear to be produced by the perforation of the tectum; a fusion of the perforations may lead to fossulate and areolate types.

The second tendency of exine evolution seem to be towards the development of various sculptural elements : the baculate type by a gradual dilation of the tip of the bacules could give rise to clavate type and a shortening of the pedunculate part of the clava could give rise to gemmulate type. In *Korthisia* we have noticed a transition between clavate to spinulate type and in *Nypa* there is a transition from verrucate type to spinulate type.

The genera *Caryota* and *Wellinia* may be considered to exemplify

a third tendency of exine evolution. In these genera there is no tectum. In *Lepidocaryum*, *Mauritia* and *Mauritiella* also a tectum is lacking, although the big spinules are supported by distinct columella.

DISCUSSION :

KUPRIANOVA (1948, 1954) and SOWUNMI (1967, 1968) have also considered the monosulcate type as primitive. But the former is of the opinion that the trichotomosulcus is more primitive than the atomosulcus while the latter derives the trichotomosulcus type from the atomosulcate type. In our opinion the trichotomosulcus, like the tetrachotomosulcus, is no more than a variation of the atomosulcus and it is not an index of evolution.

According to SOWUNMI the diporate condition is the result of suppression of the central part of the sulcus. In *Daemonorhops verticillaris* we have noticed no trace of sulcus at the distal part and the so-called disappearing colpus is but a fold in the proximal part of the pollen.

We have never observed a pollen with one distal furrow and one proximal furrow (type 7 in SOWUNMI, 1968) in *Palmae*. Also, the tendency meridionosulcate to dicolpate does not exist in this family. The narrow gap between the distal extremities of the colpus and the large gap between the proximal extremities of the colpus suggest the derivation of dicolpate condition from extensive-sulcate type. Furthermore, in *Metroxylon* we have observed traces of disappearance of extensive-sulcus at the distal part of the pollen. We therefore consider that the dicolpate condition is derived from extensive-sulcate type and not by the mutilation of a meridionosulcus.

PHYLOGENETIC VALUE OF PRINCIPAL MORPHOLOGICAL CHARACTERS

Based on the results of our pollen study we have attempted to estimate the phylogenetic value of nine principal morphological characters of palms. We give below an outline of the evolutionary tendencies of these characters as perceived when we correlate them with pollen characters.

PERICARP : not scaly → scaly.

The scaly pericarp is considered as derived because the dicolpate and diporate pollen grains are found only in palms with scaly pericarp (*Lepidocaryoideae*).

FRUIT : simple → multiple.

The multiple fruit, formed out of several flowers having a common axis, is found in *Nypa* with meridionosulcate pollen. Hence we consider multiple fruit as an evolved character.

ENDOCARP : woody, perforated → membranous, not perforated.

In *Cocoideae* with primitive monosulcate pollen the endocarp is woody and perforated. In *Lepidocaryoideae* with derived pollen types the endocarp is membranous and not perforated.

The genus *Eugeissona* has Lepidocaryoid pericarp and Cocoid endocarp. Hence BECCARI (1918) has considered this genus as constituting a group intermediate to *Lepidocaryoideae* and *Cocoideae*. The presence of monosulcate and extensive-sulcate pollen types in *Eugeissona* seems to suggest that pollen morphologically also this genus occupies an intermediary position between these two subfamilies.

VERNATION : induplicate → reduplicate.

It is the reduplicate type of vernation that is observed in the evolved subfamilies as *Lepidocaryoideae* and *Nypoideae*. Hence we consider this character as evolved.

LEAF : palmate → pinnate → bipinnate.

According to ARBER (1922) the palmate leaf type is more primitive because it predominates among the fossil palms, whereas the pinnate leaf is the most common among the palms of the present day. EAMES (1953), on the other hand, is of the opinion that the palmate leaf is a telescoped form of pinnate leaf.

In the advanced families of *Nypoideae* and in the majority of *Lepidocaryoideae* we come across only pinnate leaf. Among the palm-leaved *Lepidocaryoideae* (*Mauritiaceae*) the palmate character is correlated with monosulcate pollen type. Hence we consider the palmate leaf type as primitive.

In *Phoenix* the basal leaflets are modified into spines. In *Ancistrophyllum* and *Desmoncus* the terminal leaflets are transformed into hooks. In *Caryota* the leaves are bipinnate. The leaves of these genera may be treated as representing derived types.

According to CORNER (1966) the bipinnate leaf of *Caryota* represents the ancestral form. This opinion is not acceptable because the bipinnate character is correlated with two other evolved characters : unisexual flower and intectate baculate pollen. The latter character is further correlated with scaly fruit in *Dæmonorhops* and reduced number of stamens in *Dypsis*.

FLOWER : bisexual → unisexual.

There are very few genera of palms with bisexual flowers. In all of them (except *Korthalsia*) we have monosulcate pollen. Hence we consider bisexuality as a primitive character. The genus *Korthalsia* needs further study. Whether its flowers like those of *Metroxylon*, another genus belonging to *Lepidocaryoideae*, are pseudohermaphrodite (physiologically unisexual) has to be verified.

OVARY : apocarpous → syncarpous (multicellular → unicellular).

Apocarpous ovary is found only in some *Coryphoideae* and it is correlated with primitive monosulcate pollen type.

SEEDLING : remotive → admotive → viviparous.

The seedling of *Coryphoideae* are remotive whereas those of *Lepidocaryoideae* are admotive. The latter type is therefore considered as evolved. The viviparous seedling of *Nypa* seems to be an adaptive modification of admotive type.

STEM : arborescent → acaulescent → rhizomatic.

↘ climbing.

According to HOLTTUM (1955) solitary trunk may be derived from rhizomatic type with sympodial branching as a result of a suppression of the basal buds. But in the genera *Metroxylon* and *Nypa* with rhizomatic stem, we have advanced type of pollen grains. On the contrary, the arborescent genera of *Lepidocaryoideae* have primitive monosulcate pollen. We therefore conclude that arborescent habit is a primitive feature among palms. It is interesting to note that among the *Scitamineae* the tree habit is found to be primitive (TOMLINSON, 1964).

All the climbing lepidocaryoid genera with axillary buds modified into cirriferous flagellum have evolved pollen types. Hence this habit seems to be an advanced character. The palms which climb by modified terminal leaflets appear to be less evolved because they (ex. *Ancistrophyllum*, *Desmoncus*) have primitive monosulcate pollen.

When we study a great number of palms, we are caught more by their resemblances than by their differences. It appears that they constitute a very natural family showing a number of overlapping tendencies. None of the nine subfamilies of *Palmae* can be considered as entirely primitive because every one of them has at least some evolved characters.

PALYNOLOGICAL AFFINITIES OF PALMAE

CORNER (1966) holds the view that Monocotyledons are palm derivatives. There is no palynological evidence to support this view. On the other hand, we find in this family a number of pollen types and almost all of them are found in *Liliaceae*.

According to RENDLE (1959) *Palmae* and *Araceae* are very closely related. But, we note that the inaperturate and periporate pollen types, as well as the pollen in tetrads, found in *Araceae* (THANIKAIMONI, 1969) are absent in *Palmae*. While the Aroid pollen grains are, in majority of the cases, not resistant to acetolysis, the pollen grains of Palms withstand this treatment. Further, the striate exine type seen in some Aroids are unknown in *Palmae*. Thus the palynological affinities of *Palmae* are more with *Liliaceae* than with *Araceae*.

In CORNER's opinion, *Cyclanthaceae* could have evolved from the

ancestry of *Phylephas* because both *Cyclanthaceae* and *Phylephas* are limited to tropical America. We note that *Palmae* and *Cyclanthaceae* have in common the following evolutionary tendency : monosulcate → ulcerate. But the dicolpate and meridionosulcate pollen types found in *Palmae* are unknown in *Cyclanthaceae*. The derivation of diporate pollen type by the elimination of the central position of the sulcus, observed in *Cyclanthaceae* (HARLING, 1958) is yet to be demonstrated in *Palmae*.

Pollen grains comparable to those of *Maurilia* are observed in *Pandanaaceae*. But in this family we do not have the meridionosulcate pollen type of *Nypa*, a genus to which it is said to have close affinity (CORNER, 1966).

The Agavales, according to HUTCHINSON (1959), represent a link between Palmales and Liliales. The occurrence of dicolpate pollen grains in these groups may be considered as a sign of affinity.

GOOD (1956) considers the palms are distinct biological group. He has provided a stellar model of Monocotyledons in which the palms occupy a peripheral position. But pollen morphologically the palms fall within the sphere of affinities of his « hard core » of Monocotyledons.

Our study has enabled us to confirm that « l'avantage des grains de pollen pour traiter un sujet aussi vaste et important que la classification est de pouvoir embrasser d'un seul coup d'œil des centaines d'individus et d'un seul coup d'œil des dizaines de caractères et d'avoir de façon presque immédiate une idée des variations maximales d'un ensemble » (VAN CAMPO, 1967). We have used pollen characters as a tool to test affinities between genera and families and emphasized them in our tentative classification of palms.

REFERENCES

- ARBER, A. — On the development and morphology of the leaves of Palms. *Proc. Roy. Soc.*, **93** : 249-261 (1922).
- BECCARI, O. — Asiatic Palms. Part III. *Ann. R. Bot. Gard. Calc.* **12** (2) : 1-231 (1918).
- CORNER, E. J. H. — The Natural History of Palms. Wiedenfeld and Nicolson. London (1966).
- EAMES, A. J. — Neglected morphology of the palm leaf. *Phytomorphology* **3** : 172-189 (1953).
- GOOD, R. — Features of evolution in the flowering plants. Longmans, London (1956).
- HARLING, G. — Monograph of the *Cyclanthaceae*. *Acta Horti Bergiani* **18** : 1-428 (1958).
- HOLTUM, R. E. — Growth habits of Monocotyledons. Variations on a theme. *Phytomorphology* **5** : 399-413 (1955).
- HUTCHINSON, J. — Families of Flowering Plants. Vol. II. Clarendon Press, Oxford (1959).
- KUPRIANOVA, L. A. — Pollen morphology and phylogeny of Monocotyledons. *Comm. Komarov Inst. Acad. Sci.* **1** (7) : 162-262 (in Russian) (1948).
- KUPRIANOVA, L. A. — Sur la phylogénie des Monocotylédones. I. *Acad. Sci. URSS. ser. Bot.* 120-127 (1954).
- PUNT, W. and WESSELS BOER, J. G. — A palynological study in Cocoid palms. *Acta Botanica Neerlandica*, **15** : 255-265 (1966).
- RENDLE, A. B. — The classification of flowering plants. Vol. I. Cambridge (1959).
- SOWUNMI, M. A. — On the pollen morphology of *Palmae* and its bearing on Taxonomy. Ph. D. thesis, Univ. Ibadan (1967).
- SOWUNMI, M. A. — Pollen morphology in the *Palmae*, with special reference to trends in aperture development. *Rev. Palaeobotan. Palynol.* **7** : 45-53 (1968).

- THANIKAIMONI, G. — Contribution à l'étude palynologique des Palmiers. Trav. Sect. Sci. Tech. Inst. Fr. Pondichéry **5** (2) : 1-92 (1966).
- THANIKAIMONI, G. — Esquisse palynologique des Aracées. Tr. Sect. Sci. Tech. Inst. Fr. Pondichéry **5** (5) : 1-32 (1969).
- THANIKAIMONI, G. — Les Palmiers, Palynologie et Systématique. Thèse présentée à l'Université de Montpellier pour obtenir le grade de Docteur ès Sciences (1970).
- TOMLINSON, P. B. — Anatomy of the Monocotyledons II. *Palmæ*. Oxford University Press, London (1961).
- TOMLINSON, P. B. — Stem structure in arborescent monocotyledons in, Formation of wood in forest trees. Ed. M. H. ZIMMERMANN, Academic Press Inc. New York, pp. 65-66 (1964).
- VAN CAMPO, M. — Pollen et classification. Rev. Palaeobotan. Palynol. **3** : 65-71 (1967).
- WESSELS BOER, J. G. — The indigeneous palms of Suriname. 172 pp. E. J. BILL. Leiden (1965).

Institut Français, Pondichéry,
INDIA.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DES ORCHIDACEAE DE MADAGASCAR. XIV

LE GENRE *LEMURELLA* SCHLTR.

par J. BOSSER

RÉSUMÉ : Révision du genre *Lemurella* Schltr., petit genre endémique de Madagascar. Deux espèces nouvelles sont décrites et des synonymies nouvelles sont proposées.

SUMMARY : Revision of the genus *Lemurella* Schltr., endemic of Madagascar. Two new species are described, and new synonyms are proposed.

Lemurella est un petit genre endémique de Madagascar établi par SCHLECHTER en 1925. Trois espèces ont été retenues par PERRIER DE LA BATHIE dans sa flore, auxquelles il adjoignit, en 1951, une quatrième : *L. tricalcariformis*. Les plantes placées dans ce genre rappellent par le port les *Angraecum* à petites fleurs des sections *Bory-Baroni* et *Hildebrandli-angraecum*; mais elles s'en séparent par leur labelle trilobé, les deux lobes latéraux dressés, embrassant la colonne, le lobe médian étalé ou plus ou moins récurvé. Certains *Angraecum* à petites fleurs ont un labelle très concave, à bords arrondis, relevés, embrassant plus ou moins la colonne et à sommet acuminé, rappelant un peu le labelle des *Lemurella*; mais, même si l'acumen est assez prononcé le labelle n'apparaît pas nettement trilobé. Comme l'a fait SCHLECHTER et avant lui FINET qui plaçait *Lemurella culicifera* dans le genre *Oeonia* Lindl., nous admettons que les caractères de *Lemurella* situent ce genre près d'*Oeonia*. De fait, les fleurs ont une structure analogue et il peut paraître assez difficile de distinguer les deux genres. Nous préférons cependant les maintenir sur les caractères suivants :

Lemurella: Fleurs inversées, petites, uniformément vertes; labelle trilobé (le lobe terminal parfois échancré au sommet).

Oeonia: Fleurs non inversées, assez grandes, blanches ou à labelle blanc taché de rouge; labelle 4-5-lobé.

CARACTÈRES DU GENRE *LEMURELLA* SCHLTR.

Épiphytes caulescents. Inflorescences uni- à pluriflores, simples. Fleurs inversées, petites, vertes ou vert jaunâtre; sépales et pétales libres; labelle trilobé, à lobes basaux relevés embrassant la colonne, lobe terminal

étalé, entier ou échancré au sommet; orifice de l'éperon infundibuliforme, en continuité avec la concavité basale du labelle; éperon filiforme ou renflé dans sa partie terminale; colonne courte, à rostelle trilobé, auricules latéraux développés, subcarrés, dent médiane aciculaire ou un peu spatulée au sommet, rigide, aussi longue que les auricules; anthère hémisphérique tronquée ou échancrée en avant; pollinies insérées sur des viscidies séparées.

ESPÈCES DU GENRE *LEMURELLA* SCHLTR.

1. *Lemurella culicifera* (Rchb. f.) Perr.

- In H. HUMBERT, Flore de Madagascar, Orchidées, 49^e famille, 2 : 334 (1941).
— *Angraecum culiciferum* RCHB. F., Flora 68 : 538 (1885).
— *Oeonia culicifera* (Rchb. f.) FINET, Bull. Soc. Bot. Fr. Mém. 9 : 60 (1907).
— *Angraecum ambongense* SCHLTR., Ann. Mus. Col. Marseille, 21, ser. 3, 1 : 188 (1913), *syn. nov.*
— *Lemurella ambongensis* (SCHLTR.) SCHLTR., Fedde Rep. Beih. 33 : 367 (1925), *syn. nov.*
— *Beclardia Humbertii* PERR., Not. Syst. 14, 2 : 160 (1951), *syn. nov.*

Après avoir examiné les types de *L. culicifera* et *L. ambongensis*, nous ne pensons pas qu'il soit possible de séparer ces plantes sur le plan spécifique. *L. culicifera*, plante des Comores, n'est connu, en fleurs, que par une récolte de HUMBLLOT. Par contre, *L. ambongensis* a été plusieurs fois récolté dans l'Ouest malgache. On peut noter, pour ce qui est du matériel malgache, une assez grande variation de la fleur, quant à la taille, à la forme des sépales, des pétales et du labelle. Les fleurs de la plante comorienne ont des sépales et pétales lancéolés, plus étroits, un labelle à lobe terminal également plus étroit, mais on trouve dans le matériel malgache (*Perrier 967*) des fleurs se rapprochant de celles des échantillons des Comores. Il semble cependant que l'éperon soit toujours plus long chez les plantes malgaches, dépassant la longueur de l'ovaire pédicellé, alors qu'il est plus court sur les fleurs comoriennes. Peut-être pourrait-on considérer les plantes malgaches comme une variété de l'espèce, mais, comme, d'une part, nous ne connaissons pas les variations de l'espèce aux Comores et que, d'autre part, on trouve des variations importantes de la fleur sur les échantillons malgaches, nous préférons, pour l'heure, considérer l'ensemble comme appartenant à une espèce variable.

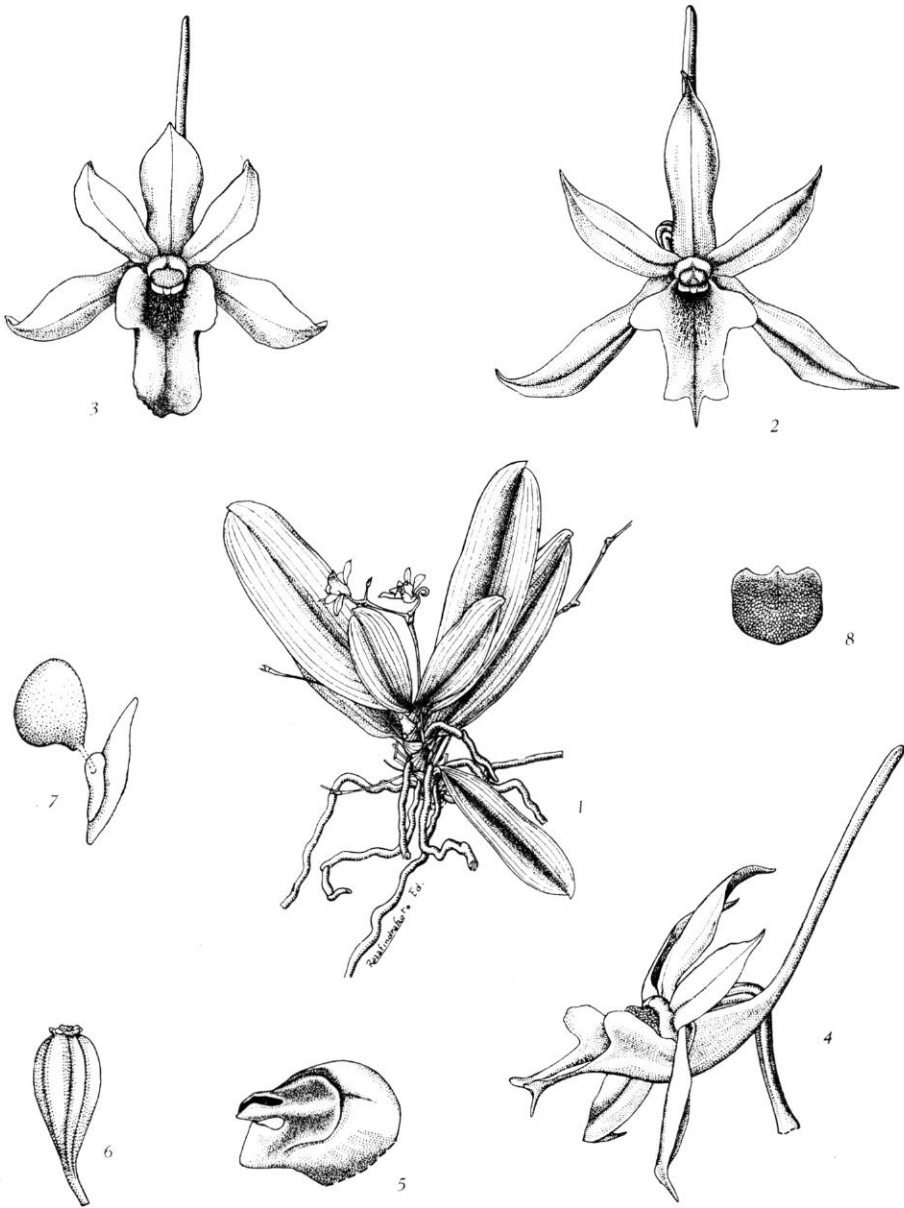
Enfin l'étude du type de *Beclardia Humbertii* Perr. nous a permis de nous rendre compte qu'il s'agit d'un *Lemurella*; les fleurs sont identiques à celles du type de *Lemurella ambongensis*.

Lemurella culicifera (Rchb. f.) Perr. existe aux îles Comores et à Madagascar où il est épiphyte en forêt sèche semi-décidue de l'Ouest.

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE :

ILES COMORES : Forêt de Combani, Mayotte, *Humblot 1378* (type d'*Angraecum culiciferum* Rchb. f.); Anjouan, *Lavanchie 30*.

MADAGASCAR : bois sablonneux secs, Manongarivo, Ambongo, *Perrier de la Bâthie*



Pl. 1. — *Lemurella culicifera* (Rchb. f.) Perr. : 1, jeune pied fleuri (les plantes plus âgées ont une tige plus longue et une inflorescence plus développée dépassant les feuilles); 2, fleur de forme normale (vue de face); 3, autre forme de fleur à labelle tronqué au sommet; 4, fleur normale, vue latérale; 5, colonne vue du dessus montrant le rostellé trilobé; 6, fruit; 7, pollinaire; 8, anthère vue du dessus.

967 bis (type de *Angraecum ambongense* Schltr.); bois de Anjiafitatra, environs du Mont Tsitondroina (Boïna), *Perrier de la Bâthie* 967; bois rocaillieux du plateau d'Antanimena (Boïna), *Perrier de la Bâthie* 1877; forêt semi-décidue sur sable, Sakaraha, *J. Bosser* 13 422 et 18 408; forêt semi-décidue, environs d'Ankazoabo, *J. Bosser* 17513; forêt d'Analamera, vallée de l'Hazoroa, affluent de la Taheza, Sud de Sakaraha, *H. Humbert* 19673 (type de *Beclardia Humbertii* Perr.).

2. *Lemurella virescens* Perr.

Not. Syst. 7 : 135 (1938).

Petite espèce de la forêt humide sempervirente de l'Est, plus grêle que la précédente et distincte par son labelle de forme différente. Endémique de Madagascar.

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE :

Forêt à mousses vers 1 200 m d'altitude, Mont Maromizaha près d'Analamazoatra, *Perrier de la Bâthie* 16058 (Type P!); forêt côtière, Farafangana, *J. Bosser* 19755; région de Tamatave, Kiener, *Jard. Bot. Tan.* 948 (forme à éperon court).

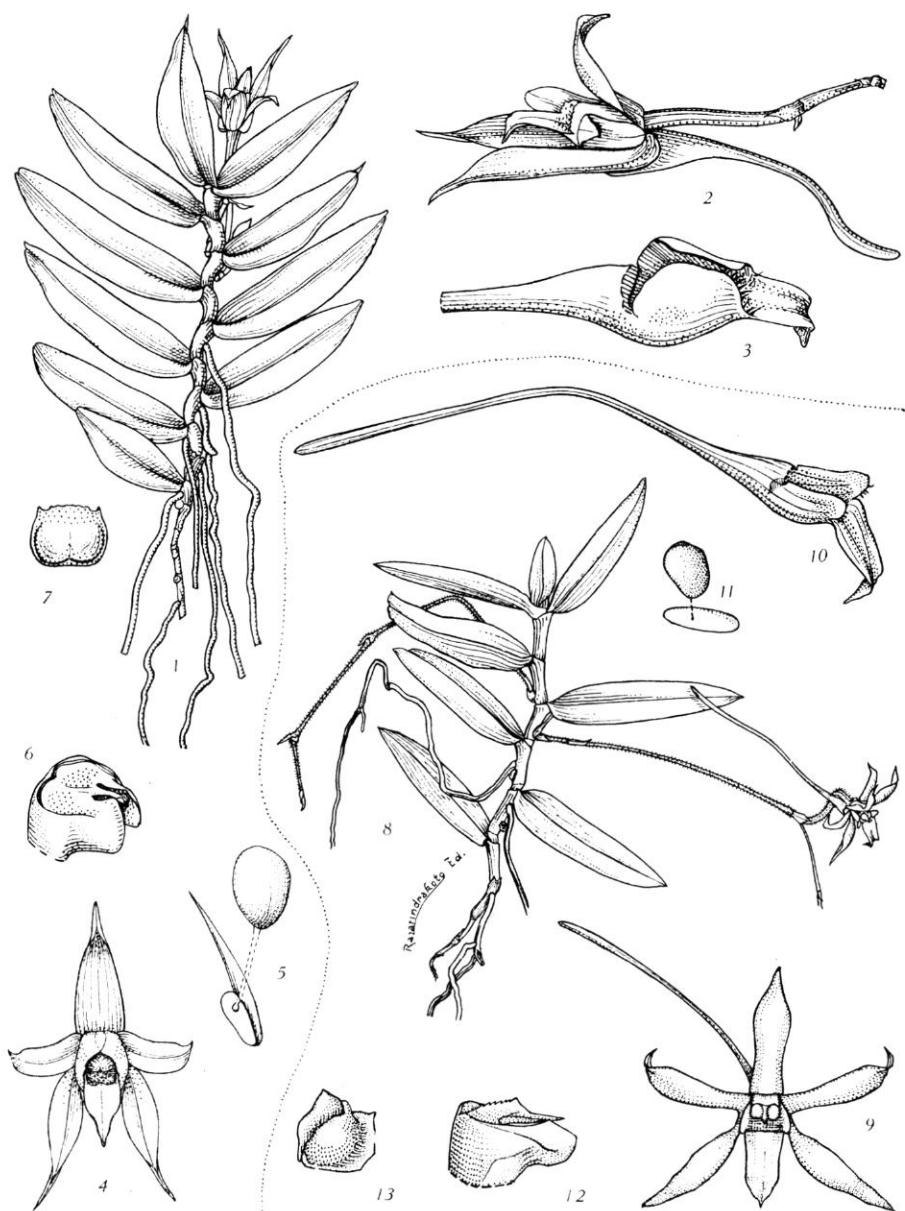
3. *Lemurella pallidiflora* J. Bosser, sp. nov.

Epiphytica, caule ad 10-20 cm longo, foliis distichis, crassis, carnis, lanceolatis vel lineari-lanceolatis, 3-5 cm longis, 0,7-1,5 cm latis, basi altero latere ad alterum disconvenientibus, acutis et apice inaequaliter bilobatis.

Inflorescentia glabra, uniflora vel biflora; pedunculo gracili 0,8-1,5 cm longo, basi vaginis 2-3 brevibus imbricatis munito; bracteis florum ovato-acutis 2,5-3 mm longis; flore pallido-viridi, perianthio crasso carnosio; sepalo mediano oblongo-lanceolato, acuto, 8-10 mm longo, 4 mm lato; sepalis lateralibus lanceolato-acuminatis, 10-17 mm longis, 3 mm latis; petalis oblongis apice acutis, 6-8 mm longis, 2-2,3 mm latis; labello 8-10 mm longo, basi concavo, trilobato, lobis basilaribus rotundatis, erectis, lobo terminali lanceolato-acuto, patenti, apice recurvato; calcare 1,5-2 cm longo, ore infundibuliformi, propter tertiam superiorem partem paulo incrassato; columna brevi, 1,5 mm alta; rostello trilobato, auriculis lateralibus latis, subquadratis, dente mediano aciculari, rigido, auriculis aequilongis; anthera hemisphaerica, in diametro 2 mm, a fronte truncata, pollinibus in viscidibus distinctis insertis, ovato-oblongis; ovario glabro, torto, 10-12 mm longo.

TYPE : *J. Bosser* 19803. Forêt ombrophile de moyenne altitude, 800-900 m, Ambavaniasy, Est de Périnet, Madagascar (Holo, P!).

Plante de la forêt de moyenne altitude, 800-900 m, à tige grêle ou moyennement robuste, de 2-3,5 mm d'épaisseur, simple ou ramifiée, portant des feuilles sur toute la longueur, sauf l'extrême base. Gaines foliaires courtes, comprimées carénées, glabres, de même longueur que les entre-nœuds. Limbes tordus à leur base et se plaçant dans le plan de la tige, épais, vert sombre dessus, vert plus clair dessous, nervure médiane déprimée sur la face supérieure, carénée sur la face inférieure. Pédoncule floral perçant la base de la gaine. Fleurs vert pâle, à périanthe charnu; sépales lancéolés, terminés en pointe aiguë, subacuminés, le médian dressé, les latéraux dirigés vers l'avant; labelle trilobé, les lobes basaux dressés, se rejoignant au-dessus de la colonne, le lobe terminal deltoïde ou lancéolé aigu, à sommet recurvé; base du labelle très concave, munie



Pl. 2. — *Lemurella pallidiflora* J. Bosser; 1, plante fleurie; 2, fleur, vue latérale; 3, labelle et départ de l'éperon, vue latérale; 4, fleur vue de face; 5, pollinaire; 6, colonne vue de 3/4; 7, anthère vue du dessus. — *Lemurella papillosa* J. Bosser : 8, plante fleurie; 9, fleur vue de face; 10, labelle et éperon vue latérale; 11, pollinaire; 12, colonne, profil, 13, anthère, vue latérale.

de poils hyalins épars et peu denses, gorge ayant ou non une carène médiane arrondie peu marquée; éperon à base infundibuliforme prolongeant la cavité du labelle, puis rétréci cylindrique et se renflant plus ou moins en massue dans le 1/3 terminal.

Cette espèce se distingue aisément de *L. culicifera* et *L. virescens* par son port, ses fleurs plus grandes, ses inflorescences uni- ou biflores et à pédoncule court.

4. *Lemurella papillosa* J. Bosser, *sp. nov.*

Epiphytica, caule gracili, 5-6 cm longo. Folia disticha glabra, paullo coriacea, lineari-oblonga, 3 cm longa, 7-8 mm lata.

Inflorescentia uni vel pluriflora, pendens, gracilis; pedunculo 3-5 cm longo, pubescenti-papilloso, vaginis basilaribus 2, brevibus, imbricatis, subcastaneis, simul ac vagina intermedia lanceolata, 2-3 mm longa, munito. Bractea floris deltoidea, 3-3,5 mm longa. Axis inflorescentiae ultra ultimum florem productus. Ovarium papillosum, 10-12 mm longum, apice tortum. Flos viridis paullo carnosus; sepalo mediano lanceolato acuto 8 mm longo, 2,5-3 mm lato; sepalis lateralibus lineari-lanceolatis, 8 mm longis, 2,5 mm latis; petalis lineari-lanceolatis, 6 mm longis, 1,7-2 mm latis; labello 5-6 mm longo, trilobato, lobis basilaribus rotundatis erectis, lobo terminali 3,5 mm longo, patenti, lanceolato-acuto, apice recurvato; calcare 2,5 cm longo, filiformi; anthera 1,5 mm lata, a fronte truncata, crista mediana carnosa munita, pollinia in viscidiiis distinctis inserta, oblonga, 1 mm longa; columna carnosa, brevi 1-1,2 mm alta; rostello trilobato, auriculis lateralibus suborthogoniis, dente mediano aciculari, auriculis aequilongo.

TYPE : *J. Bosser 14188*, forêt ombrophile, environs de Maroantsetra (Est) Madagascar (Holo, P!).

J. Bosser 18546, forêt ombrophile d'altitude moyenne (800-900 m) Sud de Moramanga.

Plante de la forêt humide de l'Est, à tige grêle, simple, un peu comprimée, feuillée sur toute sa longueur, couverte par des gaines foliaires de 7-9 mm de long, lisses sur le frais, striées nervées sur le sec. Limbes vert sombre brillant sur le dessus, plus clair et piqué de blanc dessous, charnus et rigides, linéaires oblongs à sommet aigu, arrondis à la base et tordus sur la gaine et ainsi disposés dans le plan de la tige; nervure médiane seule visible sur le frais, déprimée sur la face supérieure.

Inflorescence perçant la gaine, à axe pubescent papilleux, prolongé après la dernière fleur, en un appendice filiforme et grêle de 1-1,5 cm de long; pédoncule grêle, pubescent papilleux ainsi que l'ovaire. Fleurs glabres ou sépales un peu papilleux à leur base, vertes, très distantes sur l'axe (2,5-3 cm) dans les inflorescences pluriflores; sépales lancéolés aigus, à marges un peu révolutes; les sépales latéraux rétrécis à leur base, obliquement étalés et à nervure médiane saillante sur le dos; labelle trilobé, à lobes basaux arrondis, relevés, papilleux sur leur marge, mais ne se rejoignant pas au-dessus de la colonne, lobe terminal lancéolé aigu à sommet récurvé; éperon filiforme à orifice infundibuliforme prolongeant la concavité basale du labelle; anthère tronquée en avant et munie à

l'arrière d'une petite crête médiane charnue; pollinies insérées sur des viscidies séparées, oblongues, de 1 mm de long.

Espèce qui se sépare des trois précédentes par son inflorescence à pédoncule et axe papilleux pubescent prolongé par un appendice filiforme, ses fleurs très espacées sur l'axe, à long éperon grêle.

ESPÈCE EXCLUE

Oeonia subacaulis Perr.

Not. Syst. 7 : 138 (1938).

— *Lemurella tricalcariformis* PERR., Not. Syst. 4, 2 : 164 (1951), *syn. nov.*

Nous avons pu comparer des fleurs des types de ces 2 espèces, et elles se sont révélées semblables. Quand en 1938, il décrit *Oeonia subacaulis*, PERRIER DE LA BATHIE manifesta quelque doute quant à la position générique de sa plante. Nous sommes persuadé qu'il s'agit bien d'un *Oeonia*, *O. subacaulis* ayant des affinités avec *O. Brauniana* Wendl. et Kränzl., dont il ne constitue d'ailleurs peut-être qu'une variété.

CLÉ DES ESPÈCES DE *LEMURELLA*

1. Pédoncule et axe de l'inflorescence pubescents papilleux; axe prolongé par un appendice long et filiforme, sans fleur au sommet *L. papillosa*
- 1'. Pédoncule et axe de l'inflorescence glabres; axe non prolongé par un appendice filiforme.
 2. Labelle à lobe terminal tronqué et échancré au sommet, muni dans le sinus d'un court apicule *L. culicifera*.
 - 2'. Labelle à lobe terminal deltoïde ou lancéolé aigu, entier au sommet.
 3. Inflorescence uni- ou biflore à pédoncule court (0,8-1,5 cm).
Fleur grande (sépalés latéraux 10-17 mm, éperon 1,5-2 cm) *L. pallidiflora*.
 - 3'. Inflorescence pluriflore à pédoncule plus long (2,5-3,5 cm).
Fleur plus petite (sépalés latéraux 4,5-5,5 mm, éperon ne dépassant pas 1 cm) *L. virescens*.

BIBLIOGRAPHIE

- PERRIER DE LA BATHIE, H. — Orchidées, in H. HUMBERT, Flore de Madagascar, 49^e famille, 2 vol. (1941).
 — Orchidées de Madagascar et des Comores. Nouvelles observations. Not. Syst. 14, 2 : (1951).
 SCHLECHTER, R. — *Orchidaceae Perrierianae*, Fedde Repert. Beih. 33 : 366 (1925).

Directeur des Recherches O.R.S.T.O.M.
 Laboratoire de Phanérogamie,
 Muséum - PARIS.

LE GENRE *MAESA* EN GUINÉE DESCRIPTION D'UNE ESPÈCE NOUVELLE

par H. JACQUES-FÉLIX

RÉSUMÉ : Il y a trois espèces de *Maesa* en Guinée : *M. lanceolata* Forsk., largement répandue en Afrique, et deux endémiques : *M. nuda* Hutch. et Dalz., *M. vestita* sp. nov., d'évolution parallèle.

SUMMARY : There is three species of *Maesa* in Guinea : *M. lanceolata* Forsk., widespread in Africa; and two endemics : *M. nuda* Hutch. et Dalz., *M. vestita* sp. nov., of parallel evolution.

L'aire africaine du genre paléotropical *Maesa* est entièrement couverte par l'espèce principale, *M. lanceolata* Forsk., découverte au Yémen, connue de Madagascar et répandue, sur les territoires qui lui sont propices, de la Guinée et l'Éthiopie jusqu'en Afrique du Sud. Les quelque dix autres espèces du continent sont des endémiques régionales, dont quelques-unes, du sous-genre *Eumaesa*, sont plus ou moins apparentées et difficiles à distinguer du *Maesa lanceolata*, nécessairement très variable.

Le problème se pose pour la Guinée, dont le territoire montagneux est à la limite occidonto-septentrionale de l'aire.

En 1921, A. CHEVALIER attribuait une partie de ses spécimens à *M. lanceolata* Forsk., et nommait, pour les autres, une espèce nouvelle non décrite : *M. djalonis*.

En 1937, J. HUTCHINSON et J. M. DALZIEL réduisaient *M. djalonis* A. Chev. comme synonyme de *M. lanceolata* Forsk, tandis qu'ils créaient une espèce nouvelle sur une récolte effectuée antérieurement en Guinée, sans indication de localité, par FARMAR. En fait, à cette date, du matériel identique avait déjà été collecté au Fouta-Djallon par A. CHEVALIER (1905-08), H. POBÉGUIN (1910), H. JACQUES-FÉLIX (1935). Le n° 12984 bis de CHEVALIER, rangé par lui avec *M. lanceolata* Forsk., se rapporte exactement à *M. nuda* Hutch. et Dalz., mais n'avait pas été vu par les auteurs de cette espèce.

Cette divergence de conception n'est pas surprenante, car le matériel de Guinée et Côte d'Ivoire, spécifié par A. CHEVALIER, ne diffère guère moins que *M. nuda* Hutch. et Dalz. des spécimens typiques du *M. lanceolata* Forsk. du Yémen et d'Éthiopie. L'espèce que nous proposons ici, basée sur des exemplaires confondus par CHEVALIER, HUTCHINSON et DALZIEL avec *M. lanceolata* Forsk., présente cet intérêt qu'elle constitue, avec *M. nuda* Hutch. et Dalz., un excellent exemple de variation parallèle.

CLÉ DES MAESA DE GUINÉE

- Panicules abondamment ramifiées et fleuries, portant des racèmes tertiaires; fleurs subsessiles; sépales ciliés; feuilles ovales-lancéolées à largement elliptiques, 6-12 nervures latérales..... *M. lanceolata* var. *djalonensis*.
- Racèmes flexueux, laxiflores, le rachis primaire ne porte que 1-3 racèmes simples; fleurs pédicellées; feuilles en coin à la base, 4-8 nervures latérales :
- Plante entièrement glabre; fruit ovoïde *M. nuda*.
Jeunes rameaux, face inférieure des feuilles, racèmes et calice velutineux; fruit globuleux *M. vestita*.

Maesa lanceolata Forsk.

Fl. Aegypt. Arab. (1775); A. RICHARD, Tent. Fl. Abyss. 2 : 20 (1851); C. Mez, Myrsinaceae, Pflanzenreich 4, 236 : 26 (1902); G. CUFODONTIS, Enum. Plant. Ethiop. Sperm., Bull. Jard. Bot. Etat, Brux. 30 : 655 (1960); Fl. W. Trop. Afr., ed. 2, 2 : 33 (1963), p. p.

— *M. picta* HOCHST. (1841).

L'abondant matériel d'Éthiopie, dont le type de *M. picta* Hochst., est tout à fait conforme aux spécimens du Yémen que nous avons pu voir (*Bolla* s. n., en fleurs; *Schweinfurth* 1558, en fruits) :

Feuilles à long pétiole de 2 à 5 cm; limbe étroitement elliptique, à marges serratées, ou plus ou moins entières vers la base. Panicules d'ampleur variable; pyramidales, 3-pennées; rachis glabres ou glabrescents; fleurs à pédicelles de 1 à 3 mm.

Var. **djalonensis** (A. Chev.) Jac.-Fél., var. nov.

A typo differt foliis ovato-lanceolatis; rhachi paniculatis velutino.

— *M. djalonis* A. CHEV., Expl. bot. Afr. Occ. : 384 (1921), nom. nud.

— *M. lanceolata*, AUBREVILLE, Fl. Forest. Côte d'Ivoire, ed. 2, 3 : 101 (1959), non FORSK.; Fl. W. Trop. Afr., ed. 2, 2 : 33 (1963), p. p. non FORSK.

Arbuste parfois sarmenteux à petit arbre. Feuilles à pétiole de 2-3,5 cm; glabres, ovales-lancéolées, largement arrondies à la base, parfois subcordées ou, inversement, brusquement en coin sur le pétiole, 7-9 × 14 cm, marges grossièrement serratées, de 8 à 12 nervures latérales (rarement moins). Panicule d'ampleur variable, parfois jusqu'à 15 cm, de 5 à 20 racèmes secondaires, ceux de la base ramifiés en racèmes tertiaires; rachis densément velutineux. Fleurs subsessiles, 2-2,5 mm de haut, sépales ciliés. Fruit globuleux, 3-3,5 mm de diamètre, à sépales persistants, 0,5 mm de long, plus courts que l'ovaire et appliqués.

FOUTA-DJALLON : *Chevalier* 14831 (fl., sept.), Longuerry, 3 m de haut, fleurs blanc jaunâtre; 18611 (fl., sept.), de Diaguissa à Boulivel, 1250 m alt. (type de *M. djalonis*); 18678 (fl., sept.), de Boulivel à Dalaba, *Pobéquin* 2066 (fr., déc.), de Dalaba à Pita, arbre moyen de 2 à 5 m, nombreuses grappes le long des branches; 2179 (fl., nov.), sans loc., arbuste mi-sarmenteux, fleurs blanc crème. — RÉGION DE MACENTA : *Jacques-Félix* 898 (fl., mai), petit arbre à panicule diffuse, fleurs blanchâtres, pédicelle bien prononcé; *Schnell* 2655 (fl., mai), massif du Ziama.

Nous proposons cette variété pour bien situer la position du matériel de Guinée vis-à-vis du *Maesa lanceolata* typique. Directement comparée aux spécimens d'Éthiopie, elle présente des différences de forme et d'indument qui ont conduit A. CHEVALIER à la nommer comme espèce. Par contre, elle se rattache aux formes très variables qui représentent *Maesa lanceolata* en Afrique intertropicale et finissent par se confondre avec *M. rufescens* A. DC.

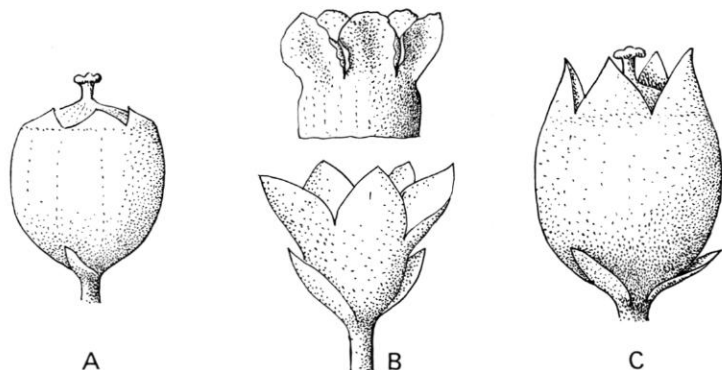


Fig. 1. — *Maesa lanceolata* Forsk. var. *djalonsensis* Jac.-Fel. : A, fruit, $\times 6$ (Pobéquin 2066). — *Maesa nuda* Hutch. et Dalz. : B, fleur (calice et corolle), $\times 8$; C, fruit, $\times 6$ (Chevalier 12984 bis).

Maesa nuda Hutch. et Dalz.

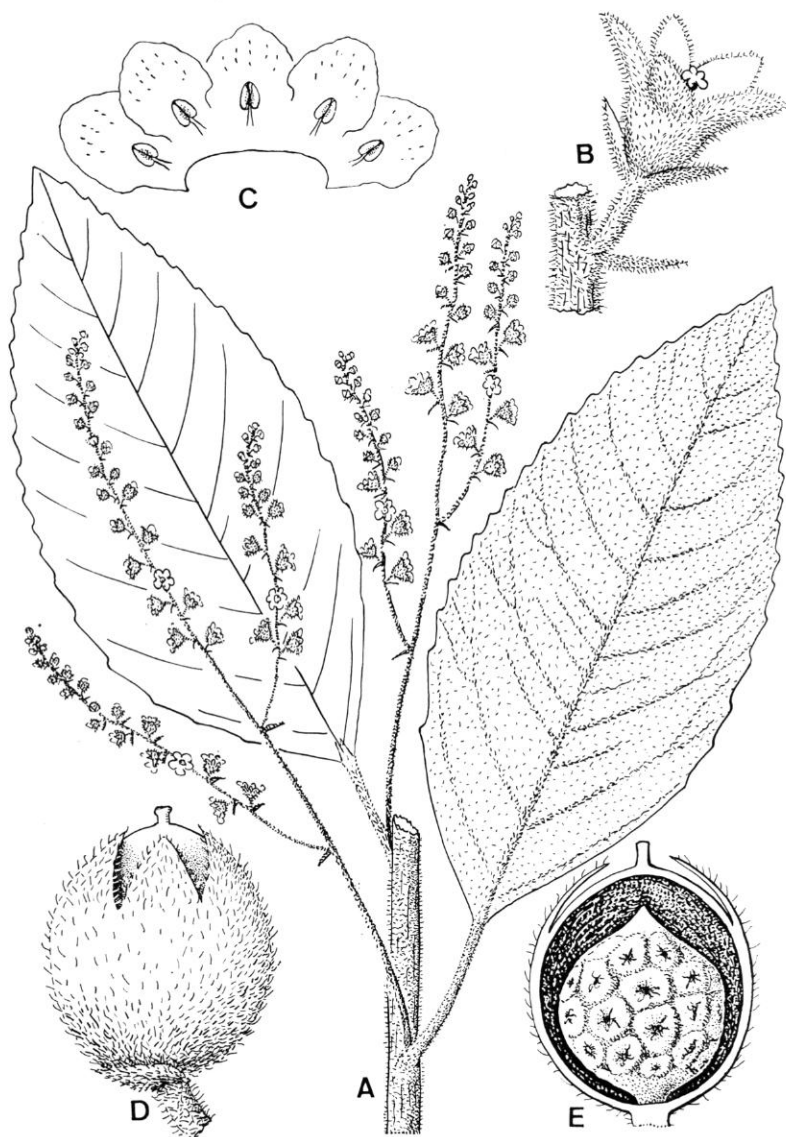
Kew Bull. 1937 : 60; Fl. W. Trop. Afr. 2 : 33 (1963).

— *M. lanceolata*, A. CHEV., Expl. Bot. Afr. Occ. : 384 (1921), p. p. : Chevalier 12984 bis, non FORSK.

Arbrisseau de 1 à 2,50 m de haut, glabre dans toutes ses parties; rameaux subherbacés. Feuilles à pétiole de 1,5-2 cm, oblancéolées à étroitement elliptiques, 3,5-6 \times 7-13 cm; marges serratées vers le haut et subentières vers la base, de 4 à 6 nervures espacées. Racèmes flexueux, laxiflores, jusqu'à 13 cm de long, formés du rachis principal portant, vers sa base, de 1 à 3 racémules simples. Fleurs pédicellées; bractéoles obtuses; calice 2,2 mm de haut, campanulé; corolle 3 mm de haut, dont 2 mm pour les lobes imbriqués et auriculés; anthère 0,8 mm. Le fruit (non décrit dans la diagnose) est ovo-ellipsoïde, de 5 mm de haut et 4 mm de diamètre; les sépales, 1-1,2 mm de long, sont aussi hauts que le sommet de l'ovaire et en sont légèrement écartés. Racèmes pendants à maturité.

FOUTA-DJALLON : Chevalier 12984 bis (fl. fr., avril), chutes de la Ditine; Jacques-Félix 798 (fl., mars), environs de Dalaba, en terrain marécageux, arbrisseau subherbacé; Pobéquin 2268 bis (sans loc. ni date), en fleurs, feuilles petites, oblancéolées, très atténuées à la base. (Cet exemplaire a probablement été numéroté postérieurement par rapprochement avec une récolte effectuée indépendamment à Bomboli et appartenant à *M. vestita*.) — MONT NIMBA : Schnell 313, 330, 471 (fl. jeunes, fév.), inflorescences plus contractées (encore jeunes ou influence de l'altitude) que sur les récoltes du Fouta-Djallon.

Dans une certaine mesure, *M. nuda* Hutch. et Dalz. rappelle assez bien les spécimens de *Maesa lanceolata* d'Éthiopie, alors qu'il s'écarte beaucoup plus nettement de ceux récoltés plus au sud. La forme et la



Pl. 1. — *Maesa vestita* Jac.-Fél. : A, feuilles et racèmes, $\times 2/3$; B, fleur dont la corolle est retirée, $\times 8$; C, corolle étalée et étamines, $\times 8$ (Chevalier 13439, holotype); D, E, fruit entier et ouvert, $\times 6$ (Adam 117, syntype fruit).

glauescence des feuilles, la glabréité, etc., sont autant de points communs. L'intégrité des bases marginales, invoquée par les descripteurs, se retrouve aussi chez *M. lanceolata* puisque, pour les cas contraires, A. Richard a nommé une variété « *serratifolia* ». Les fleurs sont également bien pédicellées. Enfin il existe un spécimen de QUARTIN DILLON qui a presque tous les caractères de *M. nuda*: racème de 10 cm, fleuri sur 6 cm et ne portant que deux racémules simples. Cependant, chez *M. nuda*, les feuilles sont plus nettement oblancéolées, les fleurs sont plus grandes, le fruit différent et plus gros, enfin la forme racémeuse des inflorescences est constante et accusée.

Maesa vestita Jac.-Fél., *sp. nov.*

— *M. lanceolata* CHEV., Expl. Bot. Afr.: 384 (1921); Fl. W. Trop. Afr. 2: 33 (1963) p. p.: Chevalier 12338, 13439, non FORSK.

Affinis *M. nudae* Hutch. et Dalz., sed calycibus, ramulis, petiolis, pagina inferne foliorum, velutinis differt.

Arbuscula 1-2,50 m alta; ramulis subherbaceis, velutinis. Folia lanceolata-elliptica, obtuse serrata, 4,5-6,5 cm lata, 9-14 cm longa, superne glabra, inferne velutina; nervis lateralibus 6-8; petiolo 1,5-2,5 cm longo, velutino. Inflorescentiae velutinae, racemosae, vel paucae bipinnatim paniculatae, laxiflorae; racemo elongato, usque 14 cm longo, flexuoso, 2-3 racemuli gerenti. Flores albi, pedicello 2 mm longo, velutino. Calyx campanulatus, velutinus; lobis ovato-triangularibus, 1, 2 mm longis. Corolla 2,2 mm alta; lobis late ovatis, obtusis, tubum superantibus. Fructi globosi, 5 mm diam., velutini calyce persistente.

Arbrisseau jusqu'à 2,50 m de haut. Rameaux velutineux, lorsqu'ils sont jeunes, finement striés, puis glabrescents. Feuilles de 10 à 17 cm de longueur totale. Pétiole 1,5-2,5 cm de long, velutineux et strié, ainsi que la côte médiane sur la face inférieure. Limbe elliptique, en coin aux deux extrémités, pourvu de six à dix nervures latérales, souvent bifurquées avant la marge; glabre à la face supérieure, velutineux sur toute la face inférieure et particulièrement sur les nervures; marges grossièrement serratées, plus obscurément ou subentières vers la base.

Inflorescences racémeuses, flexueuses, laxiflores; tous les axes velutineux et les principaux striés; rachis primaire de 10 à 14 cm de long, avec seulement deux à trois racèmes latéraux simples, de 3-5 cm de long; bractées 1,5 mm de long, triangulaires, naviculées, velutineuses sur le dos.

Fleurs pédicellées; pédicelles 2 mm de long, velutineux; bractéoles ovales-triangulaires, 1,2 mm de long, velutineuses sur le dos. Calice velutineux sur toute sa surface externe; tube 1,3 mm de haut et 1,5 mm de diamètre; lobes ovales-triangulaires, 1,7 mm de large à la base, 1,2 mm de haut. Corolle blanche, glabrescente sur le dos (parfois quelques poils épars et très courts), 2,2 mm de haut; lobes imbriqués, arrondis au sommet, 1,7 mm de large, 1,2 mm de long; étamines 0,6 mm.

Fruit globuleux, 5 mm de diamètre sur 5,5 mm de haut, velutineux par toute la surface du calice, vertex de l'ovaire glabre.

FOUTA-DJALLON : *Chevalier 13439* (fl., avril), de Diaguissa à Timbo, type P; *Chevalier 12338* (fl., mars), Labé; *Pobéguin 2268* (fl. fr. jeunes, fév.), Bomboli, en terrain humide, arbuste de 2,50 m, fleurs blanches, feuilles vert gris. — MONT NIMBA : *Adam 117* (fl. fr., avril), 1400 m alt. en bordure de galerie, arbrisseau; *Schnell 496* (fl. fév.). Les spécimens du Nimba ont des inflorescences plus contractées que ceux du Fouta Djallon.

L'indument n'est pas le seul caractère qui sépare cette espèce de *M. nuda* Hutch. et Dalz. Les feuilles ne sont pas oblancéolées, les étamines sont plus petites, le fruit est de forme différente.

CONCLUSION. — A partir d'une espèce fondamentale, représentative du genre *Maesa* (*Eumæsa*) en Afrique, ayant deux tendances quant à l'indument : l'une, glabrescente, d'Éthiopie et d'Arabie, l'autre, velutineuse, d'Afrique occidentale, équatoriale et du sud, on observe, en Guinée, une autre voie évolutive concernant la structure des inflorescences. *Maesa nuda*, Hutch. et Dalz., forme parfaitement glabre, *M. vestita* Jac.-Fél., forme velutineuse, présentent toutes les deux de longs racèmes flexueux et des fleurs sensiblement plus grandes, qui les distinguent des autres espèces africaines du même groupe.

Laboratoire de Phanérogamie,
Muséum - PARIS.

DEUX ESPÈCES NOUVELLES DE *CROTALARIA*

par M. PELTIER

En achevant la révision des Génistées de Madagascar, nous sommes amené à la description de deux espèces endémiques nouvelles dont nous donnons ci-après les diagnoses.

***Crotalaria Bosseri* M. Pelt., sp. nov.**

Arbuscula 1-2,5 m, ramis tomento-villosis, foliis trifoliolatis; stipulae nullae; petiolus tomentosus, 12-30 mm longus; foliola elliptica, 25-45 mm longa, 12-20 mm lata, apice mucronata, basi attenuata, subtus subtiliter pilosa.

Racemi foliis oppositi vel terminales, folia superantes; axis tomentosus; bracteae 3 mm longae, lineares; pedicelli 7-10 mm longi, pubescentes usque ad bracteolarum insertionem, deinde glabres; bracteolae lineares, 1 mm longae, pubescentes; calyx 10-12 mm longus, glaber, dentibus triangulariacutis, quam tubo longioribus; corolla lutea, vexillo 12 mm longo, 12 mm extus glabro; alae asymmetricae; carina 12-13 mm longa, rostrata; ovarium stipitatum, glabrum, 6-10 ovulatum.

Legumen subcylindricum, 18-22 mm longum, 5-6 mm latum, glaber, lato, carpophoro 10 mm longo.

TYPE : *Peltier 5607* (P.).

Cette espèce a été rencontrée une première fois près de la ville d'Ihosy, sur les collines situées au sud-ouest. Par la suite, nous l'avons retrouvée sur diverses collines du nord-est, près du terrain d'aviation, puis sur les rives de l'Ihosy, en aval de la ville. Il est probable que des plantes stériles observées dans la région d'Ivohibe en font partie.

Elle possède des affinités avec diverses espèces endémiques de la section *Eucrotalaria*, notamment avec *C. fihirenensis* R. Vig. et *C. Pervillei* H. Baill. par la dimension des fleurs et par le fruit à carpophore net, mais en diffère par ses feuilles et par son ovaire à nombre d'ovules plus restreint.

D'après nos observations sur le terrain, la floraison paraît assez irrégulière, principalement pour les individus situés sur les pentes sablonneuses où elle est soumise à l'irrégularité des pluies.

Crotalaria Capuroni M. Pelt., *sp. nov.*

Arbuscula 1-1,5 m, ramis primum pubescentibus, deinde glabris, foliis trifoliolatis. Stipulae nullae; petiolus 6-15 cm longus, glabrescens; foliola elliptica vel obovata, 25-80 mm longa, 15-45 mm lata, basi attenuata, apice mucronata, utrimque glabra.

Racemi axillares, brevissimi, 2-5-flori; axis brevissimus; bractea 1 mm longa, triangularis, pubescens; pedicelli 6-9 mm longi, villosi, ad tertiam inferiorem partem 2 parvas bracteolas lineares ferentes. Calyx 7-8 mm longus, pubescens, dentibus acutis tubo longioribus; corolla lutea; vexillum 7-9 mm longum, glabrum; carina 9-10 mm longa, valde rostrata; ovarium vix stipitatum, 8-12-ovulatum.

Legumen ignotum.

TYPE : *Capuron 23324* (P.), forêt d'Analafondro, bassin du Rodo.

L'échantillon *Humbert 19185*, récolté sur les collines de l'Analamera, rive droite de l'Analabe, est très semblable au type et a été prélevé à un stade un peu plus précoce, si bien que le fruit est actuellement inconnu. Deux autres exsiccata dûs aux Réserves Naturelles (n^{os} 8566 et 10163) sont également à rapprocher, mais sont à un stade encore plus jeune.

Par son inflorescence et ses caractères floraux, l'espèce est à rapprocher de trois espèces du sud de l'île, *C. androyensis* R. Vig., *C. Poissonii* R. Vig. et *C. mandrarensis* R. Vig. Elle s'en distingue nettement par ses feuilles à très long pétiole, l'absence de stipules, l'absence de pilosité sur les feuilles ainsi que par le port de la plante. Enfin, il faut noter que tous les échantillons actuels proviennent de zones calcaires.

O.R.S.T.O.M.
Laboratoire de Phanérogamie,
Muséum - PARIS.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE BIOLOGIQUE D'UNE ARALIACEAE D'AMÉRIQUE TROPICALE : *DIDYMOPANAX MOROTOTONI*

ÉTUDE PARTICULIÈRE DE LA VARIABILITÉ MORPHOLOGIQUE FOLIAIRE

par Annette HLADIK

SUMMARY : This paper deals with the biology of a neotropical species of Araliaceae : *Didymopanax morototoni* (Aublet) Decaisne et Planchon, during a stay of 15 months at the Smithsonian Tropical Research Institute in Panama (Canal Zone).

This woody species has a big trunk with few branches and large leaves, and complex inflorescences. This is supposed to be a primitive form according to Corner's theory; but this tree presents some evolutionary characters such as hairs on leaves, leaf surface decreasing in the adult plants, related to their habitat in the second growth forest.

The variability within a population of living plants and their seedlings is studied.

Some special aspects of the structure of the inflorescence and the morphology of leaves (especially in the first leaves of seedlings) are considered in comparison with those of some other Araliaceae collected in Panama.

RESUMEN : Se suman aquí datos relativos a la biología de una araliácea : *Didymopanax morototoni* (Aublet) Decaisne et Planchon, durante 15 meses en Panamá (Smithsonian Tropical Research Institute).

Esta leñosa especie tiene un porte muy simple con pocas ramas, hojas grandes y inflorescencias compuestas que representan una forma primitiva (cf. Corner); tiene también caracteres avanzados relativos a su localización en la selva de tipo secundario.

En este estudio se trata de las características estructurales y morfológicas dentro de una población de plantas vivas y de sus plantulas.

Además, comparos esta especie con otras, de la familia de las araliáceas que se encuentran en Panamá.

La présente étude est l'analyse *in situ* d'une *Araliaceae* arborescente *Didymopanax morototoni* (Aublet) Decaisne et Planchon, faite au cours d'un séjour de 15 mois dans l'île de Barro Colorado¹ à Panama. Nos observations ont été faites dans diverses localités d'étude de la Zone du Canal de Panama, recouverte par la forêt secondaire, plutôt que sur l'île de Barro Colorado où la densité des *Didymopanax* est faible, la végé-

1. Réserve biologique créée en 1920 (Smithsonian Institution).

Les spécimens sont déposés dans les Herbiers de Washington (Smithsonian Institution) et de Paris (Muséum National d'Histoire Naturelle).

tation y étant relativement ancienne, du type dense humide semi-décidu (cf. AUBREVILLE-1965 et MONTOYA-MAQUIN-1966).

Plusieurs déplacements dans l'Est de l'État de Panama nous ont permis, en outre, de mieux connaître le *Didymopanax* dans ses variations morphologiques comme dans son écologie et d'étudier comparativement plusieurs autres *Araliaceae* d'altitude.

Le *Didymopanax morotoloni* a d'abord été décrit par AUBLET en 1775 sous le nom de *Panax morotoloni* en faisant référence à la planche d'illustration intitulée *Panax undulata*; le nom de *Panax undulatum* a été utilisé par HUMBOLT, BONPLAND et KUNTH (1821). En 1796, VAHL décrivait la même espèce sous un autre nom : *Panax chrysophyllum*. AUBLET nous dit que ce sont les indigènes Galibis qui désignent cet arbre sous le nom de « Morototoni » (en Panama, il est nommé « Espave », nom d'origine espagnol, mais il est souvent confondu sous le nom de « Guarumo » avec diverses espèces de *Cecropia* que l'on trouve dans le même habitat).

Le genre *Didymopanax* a été créé par DECAISNE et PLANCHON (1854). Un ouvrage de LINDEN et PLANCHON (1863) faisant suite à leur « Plantae Colombianae »¹, a servi de référence à des botanistes du siècle dernier : BENTHAM et HOOKER (1880), MARCHAL (1878 et 1879), SEEMANN (1868), qui utilisaient alors le nom de *Didymopanax morotoloni*.

Des descriptions ont été données par de nombreux auteurs dans divers travaux ou dans les flores locales d'Amérique Tropicale et notamment pour Panama, par L. NELVING (1959) qui reprend le travail de Smith (1944).

* *

Rappelons brièvement la physionomie de cet arbre qui impose au regard l'harmonie de ses branches nues à division bipare, couronnées d'un feuillage léger. La silhouette de l'arbre ne ressemble que grossièrement à celle des *Cecropia* qui présentent de profondes différences architecturales (de plus, le limbe de leurs grandes feuilles longuement pétiolées dans les deux cas, a une forme bien différente : lobé plus ou moins profondément chez les *Cecropia*, palmaticomposé chez le *Didymopanax morotoloni*).

L'arbre adulte a une taille comprise entre 20 et 25 m (30 m au maximum), taille relativement faible comparée à celles des essences forestières dépassant fréquemment 40 m en forêt dense. Le tronc peut atteindre 80 cm de diamètre à la base. Les branches nues sont peu nombreuses et marquées des cicatrices des pédoncules foliaires qui donnent un aspect strié à l'écorce blanc grisâtre. Les inflorescences sont terminales, bien visibles au-dessus du feuillage : ce sont de grands panicules composés de grappes d'ombelles (Pl. 1).

I. CYCLES BIOLOGIQUES

L'arbre est tout d'abord monocaule : il possède une seule grosse tige atteignant 7 à 8 m et les feuilles poussent et tombent progressivement.

1. Mentionné par MARCHAL (1879), mais non publié.



Pl. 1. — Feuille et inflorescence de *Didymopanax morototoni* (échantillon 550, possédant des ombelles d'ordre 4), réduit au $1/4$.

Puis, après chaque floraison terminale, la plante se ramifie par bipolarité : deux apex apparaissent sous l'inflorescence, la régularité n'étant pas absolue (quelquefois un apex avorte, ou bien très rarement trois rameaux se développent).

Le nombre d'années nécessaire pour que la plante atteigne le stade reproductif est de l'ordre de dix ans. Ensuite, dès l'âge reproductif, le cycle de la plante devient annuel.

La figure 1 montre les cycles foliaire et reproducteur du *Didymopanax morototoni* et la pluviosité en millimètres par mois sur l'île de Barro Colorado. La saison sèche dure de janvier à mars.

Nos premières observations en 1966 datent de la mi-novembre. Toutes les plantes repérées à cette époque sont au stade des jeunes fruits, sauf un arbre de l'île de Barro Colorado situé en bordure de clairière orientée au Nord.

En 1967, nous suivons le développement des inflorescences sur une population importante. Les ébauches d'inflorescences apparaissent en août, mais ne sont bien visibles qu'en septembre; elles sont plus ou moins développées, sans rapport avec la taille de l'arbre (chaque apex ne porte pas nécessairement une inflorescence).

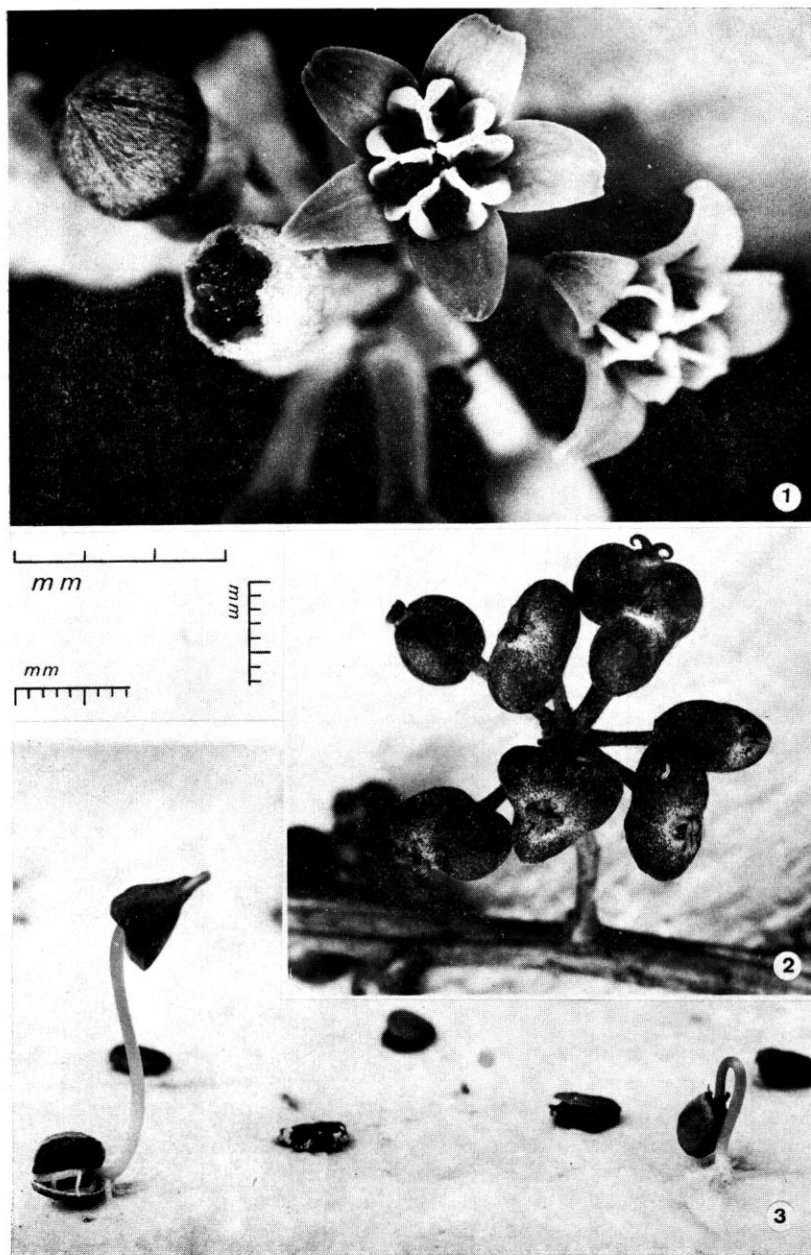
Les premières anthèses apparaissent fin septembre. Sur une inflorescence, nous avons noté l'état des fleurs composant les ombelles (tableau I et cf. pl. 2). Dans une ombelle, les fleurs extérieures s'ouvrent les premières, mais il ne semble pas y avoir de gradient de floraison d'une ombelle à l'autre. La floraison s'étale sur environ un mois.

TABLEAU I. — ÉTATS FLORAUX SIMULTANÉS SUR UNE MÊME INFLORESCENCE

	FLEURS TOMBÉES	PÉTALES ET ÉTAMINES TOMBÉS	FLEURS ÉPANOUIES	BOUTONS FLORAUX
1 ^{er} pédoncule II . .	25	67	75	178
2 ^e pédoncule II . .	16	51	65	111
3 ^e pédoncule II . .	4	26	40	67
4 ^e pédoncule II . .	1	32	52	126
Pourcentages	4 %	17 %	22 %	47 %

Vers le 15 novembre tous les arbres sont en fruits, ce que nous avons constaté en 1966 à la même époque. La maturation des fruits est ensuite très progressive, mais ils atteignent rapidement leur taille définitive (pl. 2). En 1967, les premiers fruits mûrs de couleur noire, apparaissent au mois de janvier, commencent à tomber en grande quantité au mois de février et certains arbres portent encore quelques fruits fin mai.

Ainsi, la floraison du *Didymopanax morototoni* a lieu en octobre,



Pl. 2. — *Didymopanax morototoni* : 1, fleurs à divers stades de floraison; 2, fruits; cette ombelle a été choisie pour montrer un fruit à 3 graines, plus rare; 3, germinations en boîte de Pétri, 68 jours après le semis.

au moment des plus fortes pluies de l'année, contrairement à beaucoup d'autres espèces qui habitent les climats tropicaux avec une saison sèche importante (cf. FOURNIER et SALAS, 1966). JANZEN (1967) considère que le mécanisme de floraison et de fructification que l'on observe, en saison sèche au Costa Rica est le résultat d'une sélection pour la reproduction sexuée dont les avantages seraient : la bonne utilisation des agents pollinisateurs pendant la saison sèche ainsi que, en saison des pluies, la meilleure compétitivité végétative. Le *Didymopanax morototoni* qui se situe en dehors de ce maximum quant à sa floraison, serait doué d'un mode de croissance végétative différent et utiliserait d'autres agents pollinisateurs. En fait, les fleurs sont visitées par de nombreux insectes notamment des abeilles *Trigona* et *Mellipona*. Cependant, le mode de fécondation reste inconnu car nos expériences ont été faussées par la présence de fourmis du genre *Crematogaster* qui vraisemblablement sont responsables des perforations toujours constatées dans les sacs à autofécondation. Ces fourmis qui s'abritent dans les gaines des feuilles sous l'inflorescence pourraient d'ailleurs être des agents naturels favorisant l'autofécondation. Mais la présence de fourmis n'est pas générale et ce sont surtout d'autres Hyménoptères (abeilles et guêpes) qui ont été observés sur les arbres en fleurs.

Quant au cycle de foliation, il n'apparaît devenir régulier que chez l'adulte fertile. Des mesures effectuées sur un jeune arbre en bordure de clairière sur l'île de Barro Colorado, montre que le rythme de croissance doit être tout d'abord endogène, indépendant des facteurs climatiques (fig. 2). Par contre, chez l'arbre adulte, toutes les feuilles situées sous les inflorescences terminales tombent régulièrement durant la période de maturité des fruits, de janvier à avril, tandis que les repousses apparaissent au mois de février (fig. 1). La poussée de nouvelles feuilles est très rapide. Elles sont toutes serrées les unes contre les autres formant un bourgeon nu, les premières feuilles protégeant les dernières. La croissance va donc se faire jusqu'au moment des nouvelles inflorescences, puis la plante est au repos sur le plan foliaire. L'existence d'une phase de repos semble très répandue chez les plantes tropicales qui font l'objet d'observations de plus en plus nombreuses. On a observé chez l'Hévée une croissance rythmique qui est corrélative de la formation de véritables bourgeons correspondant à la phase de repos de la plante (HALLÉ et MARTIN, 1968).

Parmi les *Araliaceae*, les *Oreopanax* présentent de tels bourgeons protégés par des écailles. En Panama, ce sont des plantes localisées surtout en forêts d'altitude très humides. BORCHERT (1969) a fait récemment une analyse de ces structures chez les *Oreopanax* de Colombie, en les comparant aux bourgeons dormants des arbres caducifoliés des régions tempérées. En pays tropical, il serait difficile de trouver un facteur extérieur qui induirait la dormance, et la physiologie des plantes demande à être étudiée.

Dans le cas du *Didymopanax*, la croissance rythmique est liée à la période reproductrice annuelle dont le déterminisme est probablement un facteur climatique.

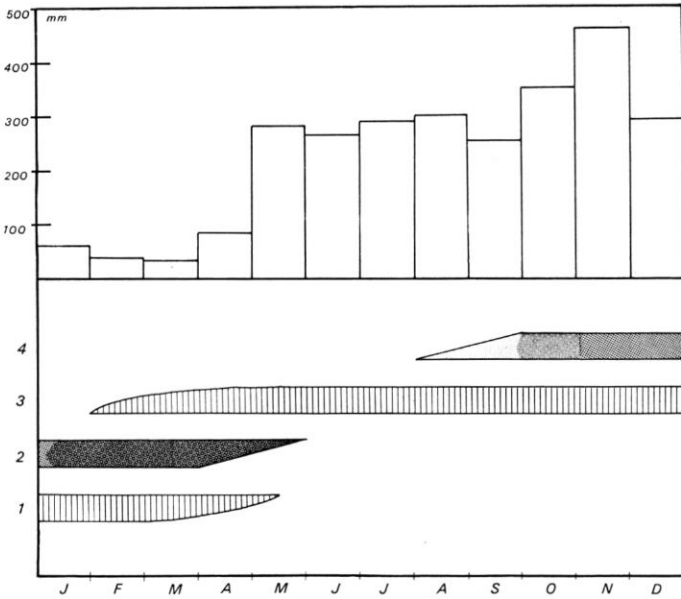


Fig. 1. — Cycles reproducteur et foliaire du *Didymopanax morototoni* (1 : feuilles avant l'inflorescence; 2 : fruits mûrs; 3 : nouvelles feuilles; 4 : inflorescences — fleurs — fruits immatures) et pluviosité (moyennes mensuelles en millimètres depuis 1926 — données de la station de Barro Colorado — repris de N. Smythe-1970).

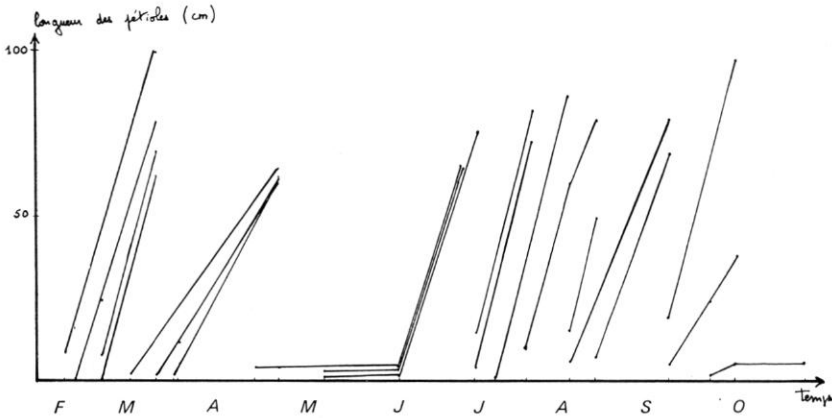


Fig. 2. — Rythmes d'apparition et mensuration des pétioles d'un jeune individu, au cours de 9 mois d'observations.

II. VARIABILITÉ STRUCTURALE DE L'INFLORESCENCE

Les inflorescences sont des panicules composés de grappes d'ombelles d'ordre variable. Dans le tableau II, sont rassemblées toutes les données concernant les inflorescences des échantillons récoltés et la figure 3 schématise les types d'inflorescences. Les échantillons ont été prélevés en sectionnant les branches, car celles-ci, longues et fragiles, ne permettent pas de récolter les inflorescences en place (nous n'avons donc pas analysé toutes les inflorescences d'un arbre, ce qui aurait nécessité de l'abattre).

Les ombelles sont portées par des pédoncules généralement tertiaires (fig. 3 A). Mais sur un échantillon, nous avons observé une inflorescence différemment structurée où les ombelles sont portées par des pédoncules quaternaires (fig. 3 B). Dans le premier cas, on remarque sur certains échantillons la présence d'une fleur solitaire sous l'ombelle et des amorces de ramifications le long du pédoncule tertiaire.

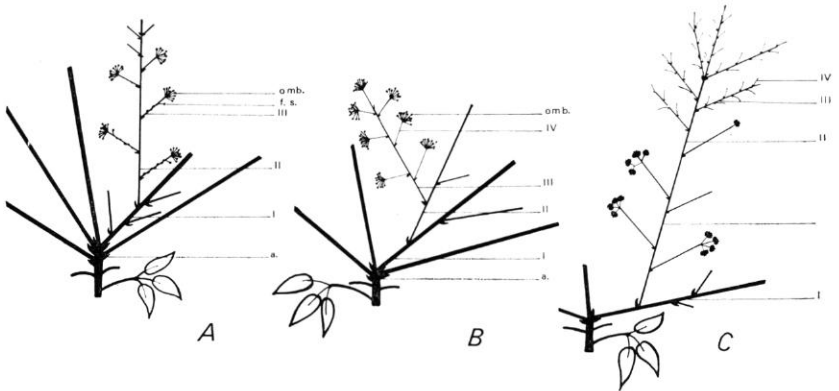


Fig. 3. — Représentation schématique des inflorescences de *Didymopanax morototoni* : **A**, cas général; les ombelles sont d'ordre 3; les pédoncules tertiaires portent parfois des amorces de ramification et une fleur solitaire sous l'ombelle. — **B**, cas particulier : les ombelles sont d'ordre 4. — **C**, échantillon où les premières ombelles sont d'ordre 3, avec ensuite passage progressif à des pédoncules quaternaires qui portent des ombelles de fleurs avortées. — *Omb.* : ombelle de fleurs; *f.s.* : fleur solitaire; *I* : pédoncule primaire; *II* : pédoncule secondaire; *III* : pédoncule tertiaire; *IV* : pédoncule quaternaire; *a* : axe de l'inflorescence, réduit ou allongé.

La variabilité que nous observons dans le mode d'inflorescence est individuelle et nous pensons que le type d'inflorescence est en cours d'évolution dans l'espèce. Il ne semble pas que l'on puisse expliquer la persistance de formes différentes par des écotypes, car les ombelles d'ordre 4 sont rares et aucun autre caractère morphologique distinctif ne les accompagne. De plus, un de nos échantillons présente une structure intermédiaire intéressante (fig. 3 C) : ombelles d'ordre 4 à l'extrémité apicale de l'inflorescence (avec des fleurs avortées) et ombelles d'ordre 3 (portant de jeunes fruits) sur des pédoncules tertiaires où l'on observe encore des amorces de ramifications quaternaires.

Nous avons examiné quelques spécimens d'herbier à Paris. Très

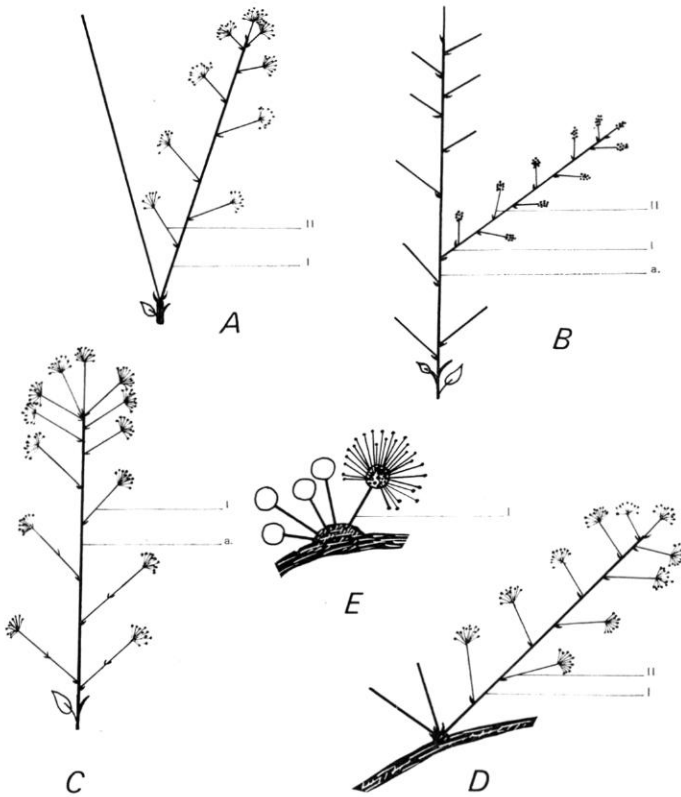


Fig. 4. — Représentation schématique des inflorescences de quelques *Araliaceae*. — A, *Schefflera epiphytica*; B, *Schefflera*, 5 espèces, *Oreopanax*, 4 espèces; C, *Dendropanax arboreus*; D, *Sciadodendron excelsum*; E, *Dendropanax alberti-smithii*.

souvent les inflorescences sont récoltées incomplètes; cependant, nous avons pu vérifier l'existence d'ombelles d'ordre 4, notamment sur des plantes de Cuba où l'on trouve également des ombelles d'ordre 3. Par contre, les échantillons de Guyane Française montrent des ombelles d'ordre 2 sur plusieurs échantillons provenant sans doute d'un même arbre; des amorces de ramifications se distinguent très nettement sur les pédoncules secondaires.

La famille des *Araliaceae* possède des types d'inflorescence très variés et parmi les espèces récoltées en Panama, nous avons observé les structures suivantes :

1) INFLORESCENCES TERMINALES :

— Ombelles d'ordre 2 (fig. 4 A) chez la *Schefflera epiphytica* A. C. Smith. Chez les autres espèces du *Schefflera* les fleurs sont subsessiles ou en capitules (un même individu peut présenter différents stades); l'axe

TABLEAU II. — VARIATIONS STRUCTURALES DES INFLORESCENCES

ÉCHANTILLON n°	AXE FLORAL	PÉDONCULE I		PÉDONCULE II		PÉDONCULE III		PÉDONCULES IV	FLEUR NOMBRE MOY.
		nom- bre	longueur moy. en cm	nom- bre moy.	longueur en cm	nom- bre moy.	longueur en cm		
14 arbre de 25 m	réduit	9	45	21	9 à 15	20	1 à 2	ébauches et fleur solitaire	16
37 arbre de 25 m	réduit	7	35	22	8 à 12	17	1 à 2	ébauches et fleur solitaire	15
241 arbre de 15 m	réduit	5	30	13	13 à 18	21	2 à 3	ébauches et fleur solitaire	15
225 arbre de 15 m	réduit	3	8	11	4 à 5	13	1	ébauches	(en fruits)
226 arbre de 30 m	parfois long de 2 cm	3	12	7	4 à 5	12	1	très peu d'ébauches	(en fruits)
537 arbre de 20 m	long de 2 cm	6 et 10	25	14	7 à 9	20	1	très peu d'ébauches	15
548 arbre de 15 m	long de 2 cm	7	20	15	6 à 11	20	1	très peu d'ébauches	13
550 arbre de 30 m	réduit	4	10	7	4 à 7	11	1 à 2,5	9 (5 à 7 mm)	8
556 arbre de 15 m	réduit	4	20	10	7 à 10	12	2 à 3	voir fig. 5 C	(en fruits)

floral qui est très réduit chez le *Schefflera epiphytica* peut être très allongé chez les autres espèces et porter de très nombreux pédoncules primaires.

— Capitules d'ordre 2 (fig. 4 B) chez tous les *Oreopanax*, invariablement.

— Ombelles d'ordre 1 (fig. 4 C) chez le *Dendropanax arboreus* (L.) Dec. et Planch. L'axe floral est alors bien développé et porte de nombreux pédoncules, mais le nombre total de fleurs est grandement diminué.

2) FORMES CAULIFORMES :

— Ombelles d'ordre 2 (fig. 4 D) chez le *Sciadodendron excelsum* Griseb..

— Ombelles d'ordre 1 (fig. 4 E) chez le *Dendropanax alberti-smilthii* Nevl..

Ainsi, parmi ces espèces observées en Panama, les ombelles d'ordre 3 et *a fortiori* celles d'ordre 4 n'existent que chez le *Didymopanax morototoni*. L'évolution de la structure des inflorescences s'est probablement engagée dans plusieurs directions chez les *Araliaceæ*, famille déjà ancienne¹ mais tous les faits observés chez le *Didymopanax morototoni* peuvent nous conduire à penser que l'évolution se poursuivrait dans le sens d'une simplification de la structure de l'inflorescence par des avortements successifs.

III. VARIABILITÉ MORPHOLOGIQUE FOLIAIRE

Les feuilles du *Didymopanax morototoni* sont alternes comme celles de presque toutes les espèces de la famille des *Araliaceæ*. Leur taille, très grande en général, varie beaucoup au cours de la vie des individus.

Nous donnerons une description de la feuille chez l'arbre adulte, avant d'aborder l'ontogénie foliaire chez la plantule, puis l'étude des variations morphologiques qui suivent.

A. — DESCRIPTION DE LA FEUILLE CHEZ L'ADULTE.

Les feuilles sont palmaticomposées : les folioles s'insèrent à l'apex du pétiole commun (pl. 1) et sont caduques.

1. LE PÉTIOLE. — Le pétiole est long (jusqu'à 1 m). Il est étroitement cylindrique et renflé à la base en une gaine qui embrasse partiellement la tige avec deux stipules bien développés. Il est oblique ascendant, son extrémité se redresse et s'épaissit en une plateforme où sont articulés de façon rayonnante les pétiolules des folioles. Lors de la pleine floraison

1. Les premières feuilles fossiles attribuées à la famille des *Araliaceæ* datent du Crétacé; mais les études récentes de paléopalynologie (DOYLE, 1969) montrent que la diversification des Angiospermes était à peine ébauchée au Crétacé supérieur. DILCHER et DOLPH (1970) ont décrit un *Dendropanax* de l'Eocène moyen.

chaque pétiole s'affaisse avant de se détacher de la tige. En Panama, ces pétioles, d'une grande résistance à l'état sec, sont utilisés pour la confection des cages à oiseaux.

2. LES FOLIOLES. — Les feuilles palmaticomposées du *Didymopanax morototoni* ont, en Panama, 9 ou 10 folioles.

Les folioles sont horizontales et radiales, sauf au cours de leur croissance où les pétioles sont ascendants presque verticaux et les folioles tombantes, pliées le long de la nervure médiane.

Le limbe est elliptique-oblong, acuminé, ondulé; le bord est sinueux; la nervation est simple, pennée.

Nous avons examiné les stomates par la méthode des répliques sur acétate de cellulose¹ (pl. 4); ils sont généralement du type paracytique.

L'ensemble du limbe a une structure coriace. Il est vert sombre à la face supérieure et brun roux à la face inférieure en raison de la grande densité des poils courts dont l'ensemble forme une couche homogène et veloutée.

B. — ONTOGÉNIE FOLIAIRE CHEZ LA PLANTULE.

Nos observations ont été faites d'une part sur les plantules de *Didymopanax morototoni* croissant dans les différentes localités d'étude que nous visitons régulièrement, d'autre part sur les jeunes plantes que nous avons cultivées sur l'île de Barro Colorado dans une grande cage de culture, installée dans la clairière, près des laboratoires. Ceci nous a permis de suivre de manière plus précise le développement de ces plantules et d'en faire une étude comparative avec celles des espèces suivantes : *Schefflera systyla* (Donn. Sm.) Viguiet et *Schefflera actinophylla* Harms (plante ornementale, cultivée en Panama); *Dendropanax arboreus* (L.) Dec. et Planch.; *Dendropanax alberti-smithii* Nevl.; *Sciadodendron excelsum* Griseb.

1. DESCRIPTION DE LA PLANTULE.

Premier stade. — La planche 2 montre la germination de quelques graines en boîte de Pétri, 68 jours après le semis (à la température d'un laboratoire à air conditionné — 22°C). Le tégument s'ouvre en deux pour laisser passer tigelle et radicule. Les deux cotylédons foliacés sortent de la graine, entraînent quelquefois une partie des téguments. Ce type de germination est dit phanérocotylaire selon la définition de J. DUKE (1965)². Les germinations des autres *Araliaceæ* observées sont de ce type.

1. La feuille, trempée dans un solvant de la matière plastique (acétone), est ensuite appliquée fortement sur une lamelle d'acétate de cellulose où elle laisse une empreinte détaillée, visible au microscope.

2. A l'opposé, une germination cryptocotylaire correspond au cas où les cotylédons demeurent dans la graine. La graine peut alors rester enfouie dans le sol et c'est l'équivalent d'une germination hypogée, ou bien la graine s'élève au-dessus du sol ce qui est le cas de nombreuses espèces tropicales.

Le délai de germination est grand (40 à 90 jours pour un semis en terre, 30 à 50 jours en boîte de Pétri) et le pourcentage est faible (35 % au maximum). Des germinations ont été obtenues de graines dépouillées de leur tégument, ou après trempage d'une heure dans une solution d'hypochlorite de sodium, à 3 p. 100, mais sans augmentation significative par rapport aux lots témoins.

Second stade (pl. 3). — Les deux cotylédons sont semblables, rond-ovales à apex émarginé (longs de 15 à 23 mm; larges de 11 à 13 mm). La couleur générale est vert soutenu, avec une tache jaune autour de la découpe de l'apex. Trois nervures très nettes donnent naissance à un réseau diffus. Les plantules des autres espèces que nous avons cultivées ont aussi des cotylédons à trois nervures, « ronds » selon la définition que M. T. CERCEAU (1962) donne pour la lignée « R » des *Umbelliferae*.

L'axe hypocotylé, souvent rougeâtre à rouge foncé, cylindrique, mesure entre 5 et 6 cm. La très jeune plantule de *Didymopanax morotloni* a donc déjà une taille importante, ce qui peut constituer un avantage dans la compétition interspécifique. C'est aussi la plantule la plus grande parmi celle des autres espèces que nous avons examinées (cf. pl. 3-1 à 7 où les plantules sont toutes reproduites à la même échelle).

Les premières feuilles sont simples, alternes, bien nettement pétiolées. Le pétiole est souvent rougeâtre, légèrement pubescent. Il est cannelé, creusé au milieu de la face supérieure. Sa base est à peine épaissie et les stipules sont très petits (inférieurs à 1 mm). Sa longueur est supérieure au tiers de celle de la feuille.

Le limbe de la première feuille est pyriforme (long de 4 à 5 cm; large de 2,5 à 3 cm); la base est quelquefois légèrement cordée; l'apex est acuminé. Il est denté irrégulièrement, bordé par de longs poils atteignant 2 mm de long, au nombre de 50 à 60; la face supérieure du limbe est garnie par ce même type de poils dans lesquels se prolongent un fin vaisseau. La plantule présente alors son aspect caractéristique. Aucune des autres espèces examinées ne possède cette pilosité particulière.

Les nervures du limbe sont bien distinctes, saillantes à la face supérieure. Elles apparaissent sur les photos des plantules en place. La planche 4 représente des spécimens d'herbier en projection directe sur papier photographique, ce qui met en évidence la nervation. Sur la première feuille, la nervation est pennée; les nervures secondaires sont au nombre de 8 à 10, régulièrement disposées et formant un angle aigu avec la nervure médiane. Le limbe des feuilles suivantes augmente de surface et s'allonge; le nombre de poils s'accroît proportionnellement et les premières nervures secondaires ont tendance à devenir digitées.

2. SUCCESSION DES FORMES FOLIAIRES.

A un niveau variable suivant les individus, apparaît ensuite une feuille composée de trois folioles; le limbe est encore décurrent le long des pétioles, mais dans la feuille suivante les pétioles s'individualisent très nettement. Le nombre de folioles devient ensuite de plus en plus grand.



Pl. 3. — Plantules d'Araliaceae, $\times 0,9$: 1, *Schefflera systyla*; 2, *Schefflera actinophylla*; 3, *Didymopanax morototoni*; 4, *Sciadodendron excelsum*; 5, *Dendropanax arboreus*; 6, *Dendropanax alberti-smithii*; 7, *Didymopanax morototoni*. — Stades de développement plus avancés : 8, *Schefflera actinophylla*, $\times 0,4$; 9, *Didymopanax morototoni*, $\times 0,5$.

En moyenne, les trois premières feuilles sont simples. La quatrième, la cinquième, la sixième sont 3-foliées. La septième, la huitième, la neuvième sont 5-foliées. Nous avons obtenu deux dixièmes feuilles 7-foliées au bout de dix mois de culture. Cette moyenne a été obtenue sur les plantules issues de graines récoltées dans la forêt secondaire.

La succession des différentes transformations est très variable. Elle semble être quelquefois sous la dépendance des conditions de culture, mais aussi de facteurs géniques. Des différences ont en effet été observées en fonction des divers lieux de provenance. Sur un lot de graines provenant d'un type de forêt humide (côté Atlantique), les feuilles composées sont apparues moins rapidement : la première feuille 3-foliée est la cinquième ou même la sixième feuille seulement, et des onzièmes feuilles étaient encore 5-foliées.

De la forêt de Barro-Colorado, nous avons peu d'exemples, car nous n'avons obtenu aucune germination (toutes les graines ouvertes étaient sans embryon); sur une plantule dans la forêt nous avons noté la sixième feuille encore 3-foliée.

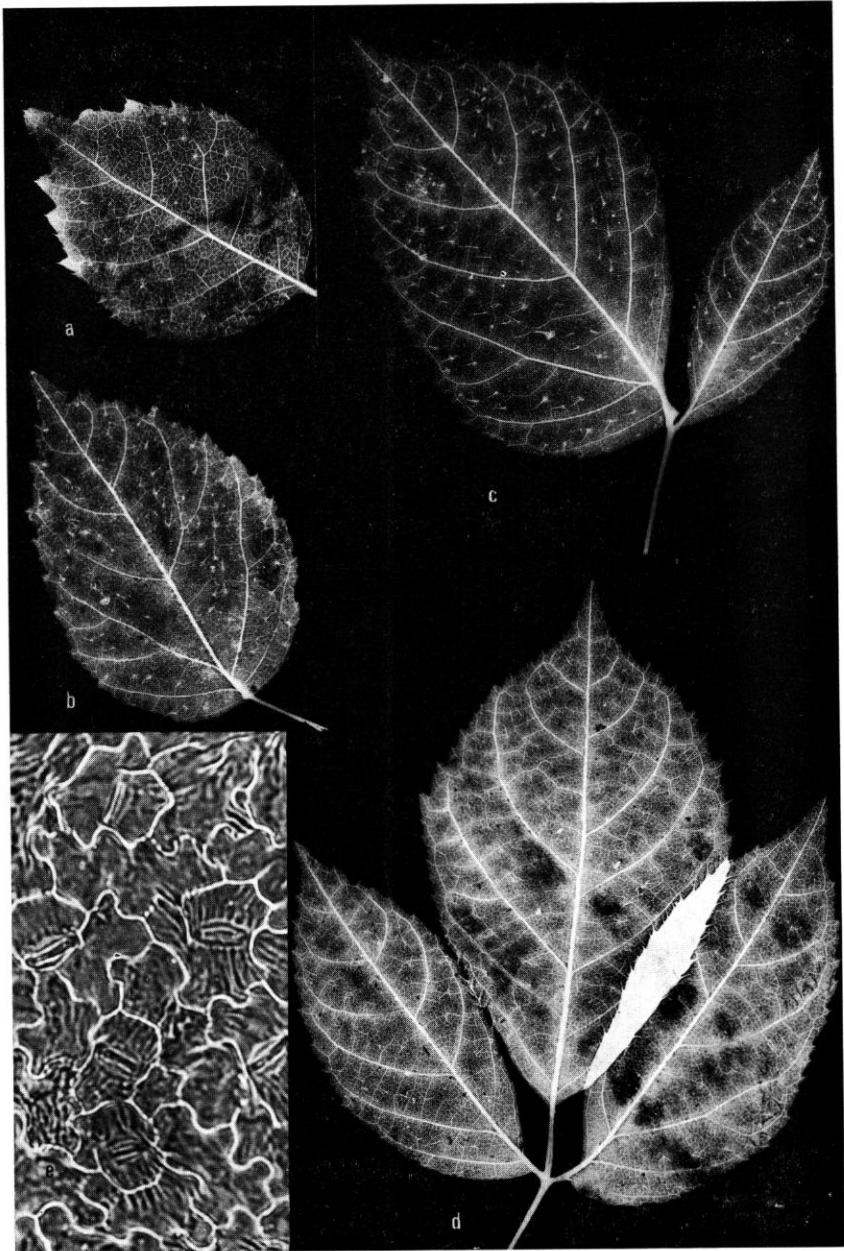
Par contre, nous avons noté l'apparition précoce de feuilles composées sur des plantules provenant de la zone sèche (côté Pacifique) : la troisième feuille est déjà 3-foliée et même la deuxième feuille chez une plantule de la colline d'Ancon. Aussi, nous serions tentés d'admettre une accélération dans le développement morphologique des feuilles en liaison avec la sécheresse des lieux de récolte des graines.

Or, il est certain que l'apparition des feuilles composées est liée aux conditions externes. Lorsque les plantes se trouvent dans de mauvaises conditions, leur croissance s'arrête pendant un temps relativement long, et nous pouvons voir une feuille 3-foliée succéder à une feuille 5-foliée. Le rythme est, de ce fait, lié à la croissance générale de la plantule et cela pourrait expliquer une certaine sélection de génotypes à développement différent en fonction des conditions externes.

Parmi les autres espèces que nous avons cultivées, les premières feuilles sont également simples (pl. 3); les feuilles adultes restent simples chez les deux *Dendropanax*, tandis qu'elles sont palmaticomposées chez les deux *Schefflera* et palmatitricomposées chez le *Sciadodendron excelsum*. Dans ce dernier cas cependant, la première feuille est fortement dentée et la deuxième feuille est déjà composée, ce qui montrerait une corrélation positive entre la rapidité d'apparition de la feuille composée et le degré de complexité de la feuille adulte.

3. ÉTUDE COMPARÉE DE LA DISPOSITION DES NERVURES.

La planche 4 (*b*, *c* et *d*) montre trois feuilles successives d'une même plantule du *Didymopanax morototoni*. Tandis que la première feuille d'une plantule possède une nervation simple pennée, nous voyons apparaître sur la dernière feuille simple des nervures digitées à la base du limbe; des nervures tertiaires se dessinent très nettement, en disposition pennée



Pl. 4. — Comparaison des limbes foliaires d'une plantule de **Didymopanax morototoni** (projection directe sur papier photographique de feuilles en herbier), $\times 1,25$: **a**, première feuille; **b**, cinquième feuille simple; **c**, sixième feuille 2-foliée (cas exceptionnel); **d**, septième feuille 3-foliée; **e**, stomates de la face inférieure d'une feuille d'un individu jeune, $\times 300$ (méthode des répliques sur matière plastique). Prédominance du type paracytique : les cellules stomatiques sont entourées de deux cellules parallèles.

(pl. 4 b). Le stade 2-foliée (pl. 4 c) est extrêmement rare (1 % environ); sa présence néanmoins illustre bien comment se fait le passage de la feuille simple à la feuille composée : à droite, une foliole s'est détachée du reste du limbe; à gauche, la foliole ne s'est pas individualisée, bien que les futures nervures latérales soient remarquablement nettes. Le stade 5-folié apparaît ensuite à partir des deux folioles latérales et non de la foliole centrale.

En étudiant la nervation des feuilles de plantules des autres espèces de la famille (pl. 3), nous voyons qu'elle varie avec la morphologie de la feuille adulte.

Chez le *Sciadodendron excelsum*, à feuille adulte palmatitricomposée, la première feuille de la plantule possède 5 nervures digitées et la deuxième feuille est déjà 3-foliée; il n'y a pas de stade à nervation simple pennée comme chez la plantule du *Didymopanax*.

Chez le *Schefflera actinophylla*, à feuille adulte palmaticomposée comme celle du *Didymopanax*, la nervation des feuilles de la plantule est pennée sur la première feuille; mais, très vite, elle a tendance à être digitée, avec deux ou trois nervures secondaires dans la partie supérieure du limbe. La disposition des nervures est à peu près comparable chez le *S. systyla*.

Par contre, les deux espèces de *Dendropanax* que nous avons cultivées, qui possèdent des feuilles adultes simples, ont des plantules à nervation différente; elle est simple, pennée et reste telle chez *D. alberti-smilhi*, mais chez le *D. arboreus*, seules les deux nervures latérales de la base sont très nettes et la feuille semble trinervée. La période de culture de cette espèce a été trop courte et nous n'avons obtenu que le stade deuxième feuille; mais nous savons que des individus jeunes possèdent des feuilles trilobées, bien nettement trinervées.

Ainsi, la disposition digitée des nervures chez les feuilles des plantules semble être en relation avec la structure composée de la feuille adulte. En fait, en prenant l'exemple du *Didymopanax*, nous pourrions dire que la feuille simple se divise : la nervation a tendance à devenir digitée et l'apparition de foliarisation spéciale comme la feuille 2-foliée (pl. 4 c) montre que la feuille peut se diviser sans qu'il y ait véritablement de folioles. Cependant, nous préférons garder le terme de feuille palmaticomposée, en insistant sur son caractère descriptif, puisque les parties du limbe s'individualisent chez l'adulte pour former des folioles articulées.

L'ontogénie des plantules du *Didymopanax morotoloni* nous montre le passage de la feuille simple à la feuille composée. Ceci n'est pas en désaccord avec la phylogénie qui explique l'origine des feuilles adultes simples par la fusion de folioles à la suite de la perte de la potentialité de division de la première feuille simple chez la plantule. Nous pourrions presque parler d'« évolution par néoténie », si l'on considère la genèse de chaque feuille à partir d'une assise génératrice simple. Les plantules

d'autres espèces, par exemple des *Leguminosae*, ont leur première feuille déjà composée. Des études d'embryogénèse seraient alors indispensables pour connaître l'ontogénie foliaire complète.

C. — POLYMORPHISME FOLIAIRE APRÈS LE STADE PLANTULE.

Les feuilles gardent longtemps la même structure tout en étant composées d'un nombre de plus en plus grand de folioles; 11 est le nombre le plus souvent observé sur les jeunes individus stériles. En même temps, la tige se lignifie et la pilosité, liée sans aucun doute à la physiologie de la plante, évolue: tandis que les longs poils de la face supérieure disparaissent, la face inférieure se couvre de petits poils très denses et apparaît tout argentée. A ce stade de développement, la plante qui atteint alors un mètre, s'élève au-dessus de la végétation herbacée et la présence de ces poils serait liée au phénomène d'évaporation. Chez l'adulte, l'importance de la pilosité paraît avoir une raison d'être du fait de la localisation de l'espèce dans une végétation de type ouvert subissant une saison sèche de trois mois.

D'autre part, nous avons observé une variation cyclique dans la morphologie des feuilles au moment de la formation des inflorescences. Les quelques dernières feuilles précédant l'axe floral sont très réduites: la longueur du pétiole devient de plus en plus petite et le nombre de folioles diminue brusquement par avortement.

Un autre type de variation porte sur la surface totale du limbe qui diminue au cours de la vie de l'individu. Nous avons observé, par exemple, deux arbres adultes fertiles croissant côte à côte, d'âge visiblement différent eu égard au diamètre du tronc, à leur hauteur et surtout au nombre de branches en ramification bipare, ce qui est le critère le plus sûr pour l'évaluation de l'âge. L'échantillon 226 a des folioles petites et étroites, l'échantillon 225 a des folioles grandes et larges. La différence est si grande que ces deux arbres peuvent facilement, vus de loin, être pris pour des espèces différentes.

Si cette différence est très nette sur ces deux échantillons, elle serait évidemment moins apparente lorsque nous comparons des individus d'âge moyen, moins différenciés. Nous pouvons retenir que la réduction des surfaces foliaires est liée à l'âge croissant des individus et donc à l'accroissement du nombre des feuilles. En supposant que le même arbre porte un nombre égal de feuilles non réduites, l'évaporation pourrait devenir trop importante. La réduction de surface foliaire, de même que l'abondance de la pilosité à la face inférieure des folioles, peuvent donc être un ajustement immédiat de la plante aux conditions d'évaporation imposées par sa masse croissante.

IV. DISTRIBUTION ET NOTES ÉCOLOGIQUES

Les *Araliaceæ* d'Amérique Centrale, arbres ou arbustes épiphytes, sont habituellement localisés dans la forêt humide ou en altitude.

Le *Didymopanax morototoni* se présente comme un arbre caractéristique, peut-être même dominant, de la végétation secondaire qui a envahi la Zone du Canal de Panama. Ainsi près de Gamboa (fig. 5 B), en pleine végétation secondaire, 22 individus adultes ont été dénombrés sur 3 ha. Au contraire, sur la figure 5 A, nous pouvons voir que les arbres sont très espacés le long des chemins qui parcourent le côté Nord-Ouest de l'île de Barro Colorado où la végétation est dense.

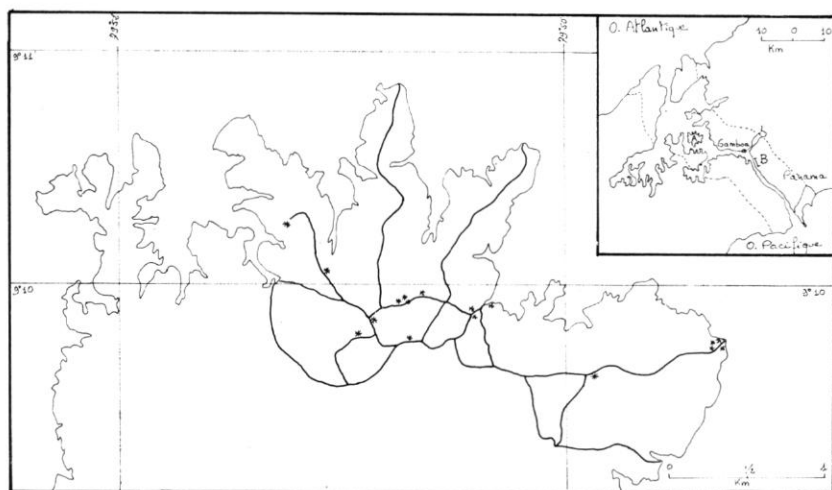


Fig. 5. — Répartition des formes adultes de *Didymopanax morototoni* (représentés par des astérisques), le long des chemins parcourus sur l'île de Barro Colorado. La carte à petite échelle montre la position de l'île (A), ainsi que la localisation du terrain prospecté le long de la route de Gamboa (B).

Dans l'État de Panama, le *Didymopanax morototoni* est sporadique le long de la route panaméricaine traversant le pays, et dès que l'on s'enfonce vers l'intérieur montagneux, il disparaît presque complètement (route de El Valle de Anton, route de Boquete). Dans une seule station (Yeguada, 700 m) nous avons observé quelques individus le long d'un torrent, dans une zone où la végétation est très dégradée par suite des cultures sur brulis.

Aucun *Didymopanax* n'a été observé dans la presqu'île de Burica, à la limite du Costa-Rica, ni dans la forêt dense, ni dans les zones dégradées.

Ainsi, l'espèce est très inégalement distribuée, surtout en fonction du type de végétation, d'où l'intérêt d'aborder le problème de la régénération. Les germinations n'apparaissent sous les arbres qu'après les

premières pluies importantes du mois d'avril, donc au moment de la chute des derniers fruits. En forêt secondaire, le sol est alors suffisamment humide et les périodes d'ensoleillement moins intenses.

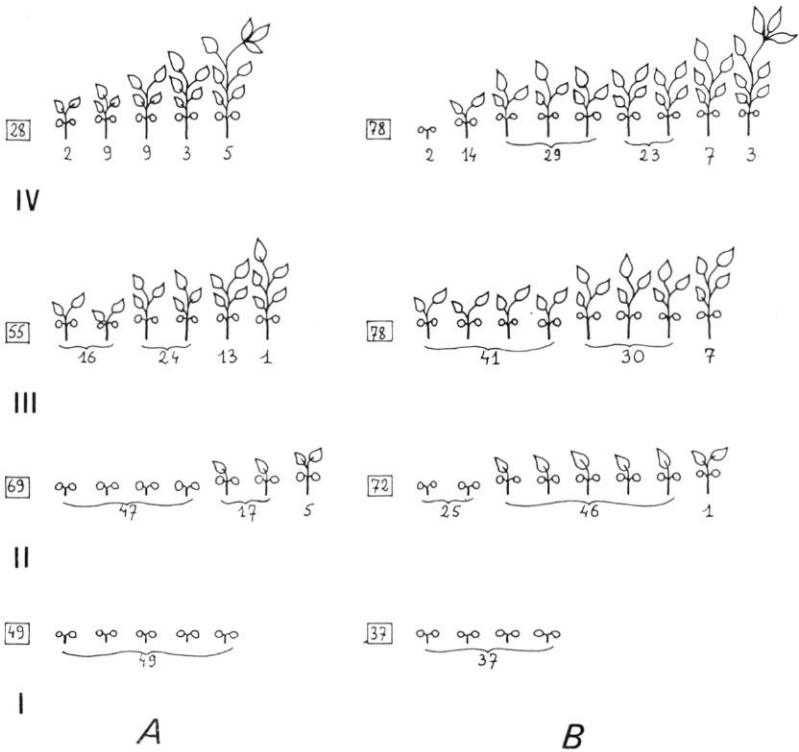


Fig. 6. — Développement comparatif des plantules sur sol brûlé, durant cinq mois. I : 22 mai 1967; II : 6 juillet 1967; III : 6 septembre 1967; IV : 23 octobre 1967. — A : parcelle « a », 25 m²; B : parcelle « b », 10 m².

Sur l'île de Barro Colorado, le nombre de plantules est extrêmement faible et leur développement est très lent, ce qui ne nous a pas permis d'avoir des données quantitatives valables. Nous avons seulement dénombré le long des chemins représentés sur la figure 5 A, 5 plantules et 3 jeunes individus stériles.

Par contre, nous avons cherché à mesurer la densité et la rapidité de développement des plantules dans des lieux où la végétation herbacée est régulièrement brûlée par l'Homme en fin de saison sèche, en particulier le long de la voie ferrée qui traverse l'isthme de Panama. Il s'y crée, par endroits, de véritables « forêts » de *Didymopanax morototoni*, comprenant jusqu'à 50 arbres adultes par hectare.

Nous avons choisi 3 parcelles :

a) parcelle de 25 m², située dans une forêt de ce dernier type : il y a

5 arbres de 15 m, en couverture totale ou partielle, 6 jeunes arbres de 7 à 10 m; la strate herbacée est composée presque uniquement de graminées; la planche 5 montre l'aspect de cette formation végétale le 22 mai 1967;

b) parcelle voisine de 10 m², non incluse dans la forêt avec un seul arbre adulte à proximité; la végétation présente une diversité d'espèces assez grande et le sol est plus humide; le sol, brûlé cette année-là, ne l'est peut-être pas tous les ans;

c) parcelle de 10 m², située sur sol non brûlé de forêt secondaire, avec de nombreuses espèces arborescentes dont un *Didymopanax*.

Sur ces trois parcelles, nous avons dénombré les plantules et suivi leur croissance durant 5 mois (fig. 6).

En forêt secondaire, parcelle c, nous avons observé seulement 3 plantules qui sont restées au stade cotylédons. Cette faible densité est cependant supérieure à celle observée en forêt dense.

Par contre, les deux parcelles a et b sur sol brûlé, se caractérisent par un nombre de plantules extrêmement élevé. La germination se prolonge sur deux mois environ et la vitesse de croissance est équivalente à celle que nous observons dans nos cultures, avec la différence que la première feuille 3-foliée est très tardive (6^e feuille apparue). Le développement semble très régulier dans la parcelle b; et dans la parcelle a il y a une très forte mortalité, ce qui est facilement explicable par la forte poussée compétitive des graminées qui envahissent le sol. Cependant, grâce au nombre très grand de plantules, il subsiste suffisamment d'individus pour assurer le maintien de l'espèce en ces lieux.

Le *Didymopanax morototoni* est la forme arborescente qui est favorisée essentiellement, semble-t-il, parce que les graines résistent au feu; ensuite les germinations tirent profit du maximum de lumière, de la structure du sol, etc...

Pour juger de la régénération de l'espèce, il faudrait aussi connaître le mode de dispersion des graines. S'il est des oiseaux friands des graines, il en est aussi qui ne consomment que la pulpe des fruits car nous avons trouvé dans des fèces des graines entières, qui ont germé. Cependant, nous n'avons aucune observation sur d'autres animaux mangeant les fruits et dispersant les graines.

Pendant 8 mois, par des semis successifs d'un même lot de graines, nous avons pu constater que le pouvoir germinatif était toujours conservé, et nous pensons, sans pouvoir en préciser les limites, que la viabilité des graines du *Didymopanax morototoni* est relativement grande par rapport à celle d'autres espèces tropicales.

CONCLUSION

En observant les *Didymopanax morototoni* d'Amérique Centrale, nous avons jugé de la diversification de l'espèce sur une population restreinte par rapport à l'aire de répartition mondiale qui est la sui-



Pl. 5. — « Forêt » de *Didymopanax morototoni* (près de la voie ferrée, Pedro Miguel à Gamboa, Canal Zone). Au premier plan, les graminées et les arbrisseaux ont été brûlés.

vante : Sud du Mexique, Guatemala, Costa-Rica, Panama, Antilles, Colombie, Venezuela, Guyanes, Brésil, Pérou, Argentine (d'après les spécimens des herbiers de Paris et de Washington).

Néanmoins, nous avons mis en évidence le polymorphisme d'un individu au cours de sa croissance et celui d'une population, ce dernier pouvant traduire certaines des potentialités adaptatives de l'espèce au cours de l'évolution.

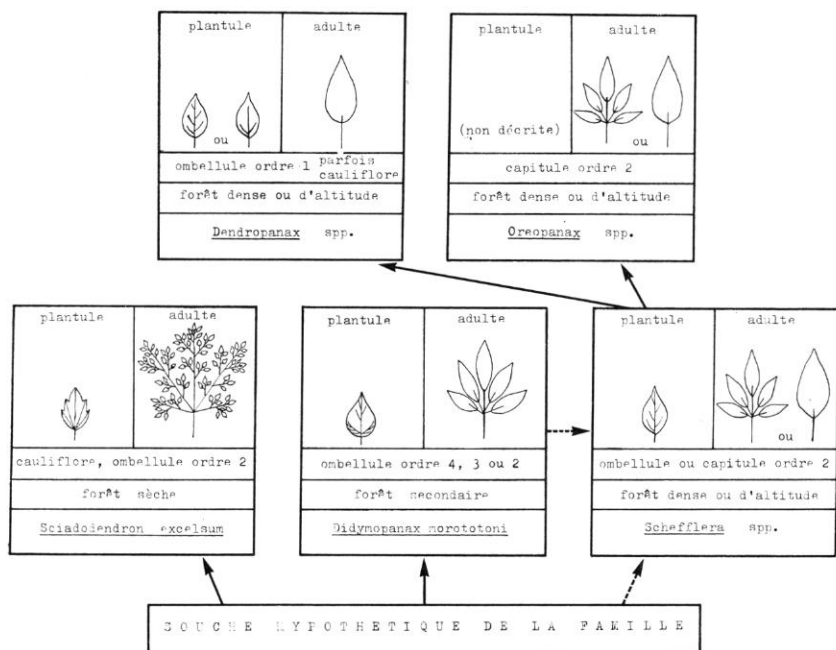


Fig. 7. — Schéma hypothétique des relations phylogénétiques entre quelques *Araliaceae* néotropicales.

Le *Didymopanax morototoni* est dérivé d'une forme monocaule : il possède un gros tronc peu ramifié avec de larges feuilles, des inflorescences complexes (s'opposant à une forme leptocaule, cf. Corner-1964). Mais cette forme primitive s'est adaptée à un type de forêt ouverte (présence du fin duvet de poils à la face inférieure des feuilles; réduction des surfaces foliaires chez l'arbre âgé). L'évolution se poursuivrait actuellement encore et visiblement sur la structure de l'inflorescence.

La comparaison des divers caractères étudiés chez le *Didymopanax morototoni* par rapport à ceux des autres espèces, nous amène à faire un schéma hypothétique sur l'évolution de l'ensemble du groupe (fig. 7). Sont représentées; la première feuille de la plantule, la feuille adulte, le type d'inflorescence, le biotope de ces espèces. Avec si peu de caractères, il serait vain de vouloir présenter ce schéma comme définitif.

Néanmoins, en étudiant la biologie du *Didymopanax morototoni*, nous avons découvert l'intérêt de l'étude dynamique des individus.

REMERCIEMENTS : Nous tenons à remercier tout d'abord la Smithsonian Institution, en la personne du Dr. M. H. MOYNIHAN qui nous a accueilli chaleureusement dans son Laboratoire de Biologie Tropicale.

Nous remercions également toutes les personnes qui nous ont apporté l'aide et les encouragements nécessaires à la rédaction de ce travail, au Muséum National d'Histoire Naturelle, dans les laboratoires d'Écologie Générale et de Phanérogamie, notamment M^{me} M. T. CERCEAU et M. N. HALLÉ.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AUBLET, F. — Histoire des plantes de la Guyane Française rangées suivant la méthode sexuelle. P. F. Didot. Londres et Paris. 2 : 949 et 4, pl. 360. (1775).
- AUBRÉVILLE, A. — Principes d'une systématique des formations végétales tropicales. Adansonia, ser. 2, 5 (2) : 153-196 (1965).
- BENTHAM, G. et HOOKER, J. D. — *Genera Plantarum*. Londres. A. Black. *Araliaceae* 1 : 931-947 (1880).
- BORCHERT, R. — Unusual shoot growth pattern in a tropical tree, *Oreopanax* (*Araliaceae*). American Journal of Botany 56 (9) : 1033-1041 (1969).
- CERCEAU LARRIVAL, M. Th. — Plantules et pollens d'Ombellifères. Leur intérêt systématique et phylogénique. Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, ser. nouv., sér. B, Botanique, 14, 160 p. (1962).
- CORNER, E. J. H. — The Durian theory or the origin of the modern tree. Annals of Botany, London, 13 : 367-414 (1949). — Adaptation française de cet article par N. et F. HALLÉ in Adansonia, 1963, 3 (3) : 422-445 et : 156-184 (1963).
- The Durian theory extended. Phytomorphology 3 : 465-476 et 4 : 156-184 (1953-1954).
- The life of plants. London. Weidenfeld and Nicolson. 315 p. (1964).
- CUATRECASAS, J. — Notas a la flora de Colombia. *Araliaceae*. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físico-Químicas y Naturales 6 (24) : 533-547 (1946).
- DECAISNE, J. et PLANCHON, J. E. — Esquisse d'une monographie des Araliacées. Revue Horticole de Paris, 4, série 3 : 104-109 (1854).
- DILCHER, D. L. et DOLPH, G. E. — Fossil leaves of *Dendropanax* from Eocene sediments of southeastern North America. American Journal of Botany, 57 (2) : 153-160 (1970).
- DOYLE, J. A. — Cretaceous angiosperm pollen of the atlantic coastal plain and its evolutionary significance. Journal of the Arnold Arboretum 50 (1) : 1-35 (1969).
- DUKE, J. A. — Keys for the identification of seedlings of some prominent woody species in eight forest in Puerto-Rico. Annals of the Missouri Botanical Garden 52 (3) : 314-350 (1965).
- FOURNIER, L. A. et SALAS, S. — Algunas observaciones sobre la dinámica de la floración en el bosque húmedo de Villa Colon. Revista de Biología Tropical 14 : 75-85 (1966).
- HALLÉ, F. et MARTIN, R. — Étude de la croissance rythmique chez l'Hévea (*Hevea brasiliensis* Müll.-Arg. Euphorbiacées-Crotonoïdées). Adansonia, ser. 2, 8 (4) : 475-504 (1968).
- HUMBOLDT, A., BONPLAND, A. et KUNTH, C. S. — Nova Genera et Species Plantarum. Lutetiae Parisiorum. Paris. 5 : 11 et planche 417 (1821).
- JANZEN, D. H. — Synchronisation of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. Evolution 21 : 620-637 (1967).
- LINDEN, J. et PLANCHON, J. E. — *Plantae Colombianae*. Bruxelles. H. Hayez. première livraison. vol. I. LXXXVIII et 64 p. (1863).
- NEVLING, L. I. — *Araliaceae*. in WOODSON, R. E.; SCHERY, J. R. et Co. — Flora of Panama. Annals of the Missouri Botanical Garden 7 (4) : 223-242 (1959).
- MARCHAL, E. in MARTIUS, C. F. P. — Flora brasiliensis. R. Oldenbourg. 11 (1) : 240-241 (1878).
- Révision des Hédéracées américaines. Description de 18 espèces nouvelles et d'un genre inédit. Académie Royale de Belgique, ser. 2, 47 : 70-96 (1879).

- MONTROYA MAQUIN, J. M. — El acuerdo de Yangambi (1956) como base para una nomenclatura de tipos de vegetación en el trópico americano. *Turrialba* **16** (2) : 169-180 (1966).
- SEEMANN, B. — Revision of the natural order *Hederaceae*. *Journal of Botany* **6** : 129-142 (1868).
- SMYTHE, N. — Relationships between fruiting seasons and seed dispersal methods in a neotropical forest. *The American Naturalist* **104** (935) : 25-35 (1970).
- SMITH, A. C. — *Araliaceae*. In *North America Flora*. The New-York Botanical Garden **28**, B. 1 : 3-41 (1944).
- VAHL, M. — *Eclogae Americanae. Hauniae*. **1** : 33, pl. 10 (1796).
- VIGUIER, R. — Recherches anatomiques sur la classification des Araliacées. Thèse n° 1244, ser. A, n° 524 : 1-209 (1906).

Laboratoire d'Ecologie Générale,
4, Avenue du Petit-Château,
91-BRUNOY.

RÉFLEXIONS SUR L'ÉCOLOGIE, LA MORPHOGÉNÈSE ET L'ÉVOLUTION, FONDÉES SUR LA CULTURE D'*ARISTIDA RHINIOCHLOA*, GRAMINÉE TROPICALE AFRICAINNE

par Pierre BOURREIL¹

RÉSUMÉ : Des travaux de culture réalisés sur le sippe *Aristida rhiniochloa* Hoschst., ont montré que certaines graminées à axe 1-flore proviennent d'ancêtres à panicule multiflore. D'autres expériences effectuées au sein d'une écologie inhabituelle ont libéré une expression nouvelle du génotype de la même espèce interprétée comme une dérive génotypique qui s'extériorise sous la forme d'une réduction des subules d'arête. Ces faits suggèrent à l'auteur que diverses modifications réitérées de l'environnement peuvent amorcer le déclenchement de mécanismes dont l'itération provoque certaines orthogénèses; elles contribuent, à ce titre, à la marche de l'évolution.

SUMMARY : Some attempts at cultivating the species *Aristida rhiniochloa* Hoscht. have shown that grasses with one-flowered axis are generated by ancestors with many-flowered panicles. Other experiences realized in an unusual ecology have shown a new genotypic expression of the same species which may be interpreted as a genotypic drift revealed through a reduction of the subules of the awn. These facts suggest that various changes in the environment incite some mechanisms the repetition of which may cause some orthogeneses and which, from that point of view, may be considered as a factor of evolution.

*
* *

Depuis quelques mois, nous projetions de comparer certains résultats expérimentaux obtenus sur *Aristida rhiniochloa* à des structures réalisées chez *Aciachne pulvinata*, Graminée des Hautes Andes. Nous pensions aussi montrer l'influence du milieu sur la variation des subules de la lemme de l'espèce africaine. Nous devons l'inspiration profonde de l'interprétation de cette seconde partie à une conférence² du Professeur R. NOZERAN au cours de laquelle il montra que *le génotype des plantes extériorise dans certaines conditions une expression inhabituelle*. Nous avons dans les pages qui suivent, transposé ce concept sur la ligne de l'évolution.

1. Résultats scientifiques expérimentaux obtenus à la suite des explorations suivantes : — Mission 1964 de H. GILLET en Ennedi (Nord-Tchad). — Mission des IX-X-1967 de P. QUÉZEL, P. BOURREIL, Y. REYRE et H. SARRE au Darfur et au Djebel Gourgeil (République du Soudan) dans le cadre des activités de la R.C.P. 45, sous l'égide du C.N.R.S.

2. Conférence du 3 décembre 1969 à la Faculté des Sciences de Saint-Jérôme.



Pl. 1. — *Aristida rhiniochloa* Hochst. : 1, pousse d'El Fasher; 2, pousse de culture en serre issue d'une diaspoire du plant précédent : 2a, vue d'ensemble montrant l'axe 1-flore; 2b, observation de détail de l'apex de la plante.

PREMIÈRE SÉRIE DE RECHERCHES.
RÉDUCTION DE L'INFLORESCENCE

ÉTUDE EXPÉRIMENTALE.

Au cours de deux expériences de culture réalisées au jardin botanique de la Faculté des Sciences de Saint-Jérôme, nous avons observé sur des plants d'*Aristida rhiniochloa* une réduction de l'inflorescence (panicule multiflore) à un épillet uniflore (état préfloral (37)). Cette transformation a été obtenue dans les conditions suivantes :

— De nombreuses diaspores de la lignée de l'Ennedi semées en été dans une terrine de 5 cm de haut garnie de sable de la plage de Carnon sont placées dans une étuve Jouan et copieusement arrosées par intermittence. Dès que leur première feuille laminée a atteint une dimension intermédiaire entre 2 et 4 cm, cette terrine est déplacée, dans l'enceinte du jardin botanique, à ciel ouvert et à la surface du sol. Immédiatement exposées au mistral, les plantules se dessèchent les unes après les autres dans un intervalle de quelques jours. Sur les 25 pousses ainsi transférées de l'étuve à l'air libre, une seule subsistera et émettra quelques feuilles avant d'extérioriser une panicule 2-flore (Pl. 3, fig. 5).

— D'autres diaspores de la lignée de l'Ennedi ou en provenance d'El Fasher et d'El Obeid semées en pot dans du sable de Carnon ayant germé, en décembre, à l'étuve, sont transférées dans la serre en béton à compartiment plus sec — sans humidificateur — où une température constante de 20 °C est maintenue et où la luminosité est assez faible (4 et 9). Au bout de 45 jours, les panicules apparaissent et on peut observer différents termes de transition entre la panicule multiflore et l'axe uniflore¹ (Pl. 1, fig. 2a et 2b).

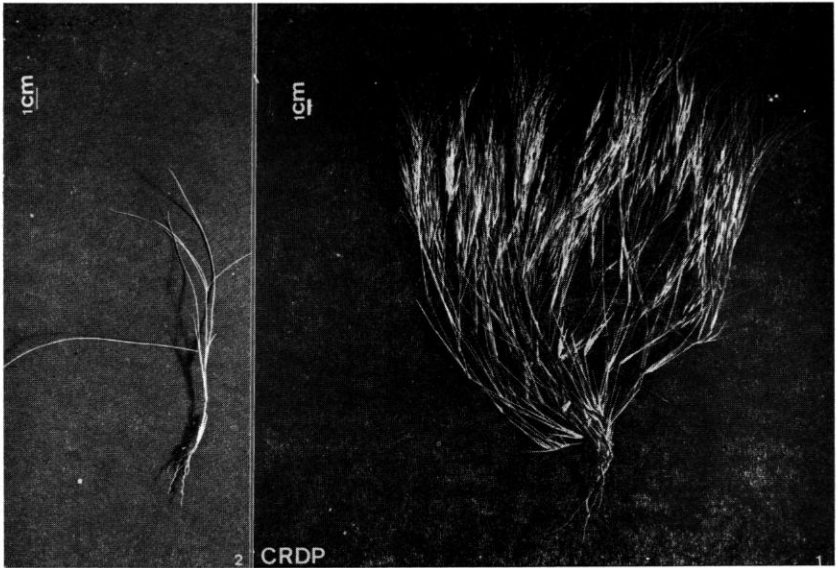
INTERPRÉTATION.

La réduction extrême d'une panicule multiflore à un épillet uniflore obtenue par modification expérimentale du milieu est très significative. En effet, la plupart des échantillons inventoriés dans cette note ont des axes paniculaires à 30-40 épillets 1-flores². Des panicules pauciflores ont été observées sur des spécimens récoltés dans des aires à précipitations moyennes annuelles inférieures à celles de l'optimum bioclimatique³.

1. Matériel de la lignée d'El Obeid : une pousse à axe 1-flore; autres pousses à panicules à 2 ou 4 épillets 1-flores. Lignée d'El Fasher, un plant à axe 1-flore; un plant à 2 axes paniculaires à 1 ou 2 fleurs. — Lignée de l'Ennedi, un exemplaire à axe 1-flore, deux exemplaires à panicule appauvrie (2 à 3 fleurs).

2. De plus, les pousses peuvent être composées d'une douzaine d'axes paniculaires.

3. a) Aire à précipitations moyennes annuelles suivantes : $150 < Pm < 200$ mm (conception de LEBON, in QUEZEL (42)) ou $200 \text{ mm} < Pm < 300 \text{ mm}$ (conception de RAMSAY, in QUEZEL). Spécimens du groupement à *Acacia mellifera*, *Mundulea sericea*, *Dichrostachys glomerata* (2 pousses à une seule panicule à 9-16 épillets 1-flores, en provenance de Taringei rock). Spécimen du groupement à *Acacia mellifera*, *Oropeitum thomaeum*, *Chaetostichium majusculum* (1 pousse à une seule panicule à 11 épillets 1-flores).

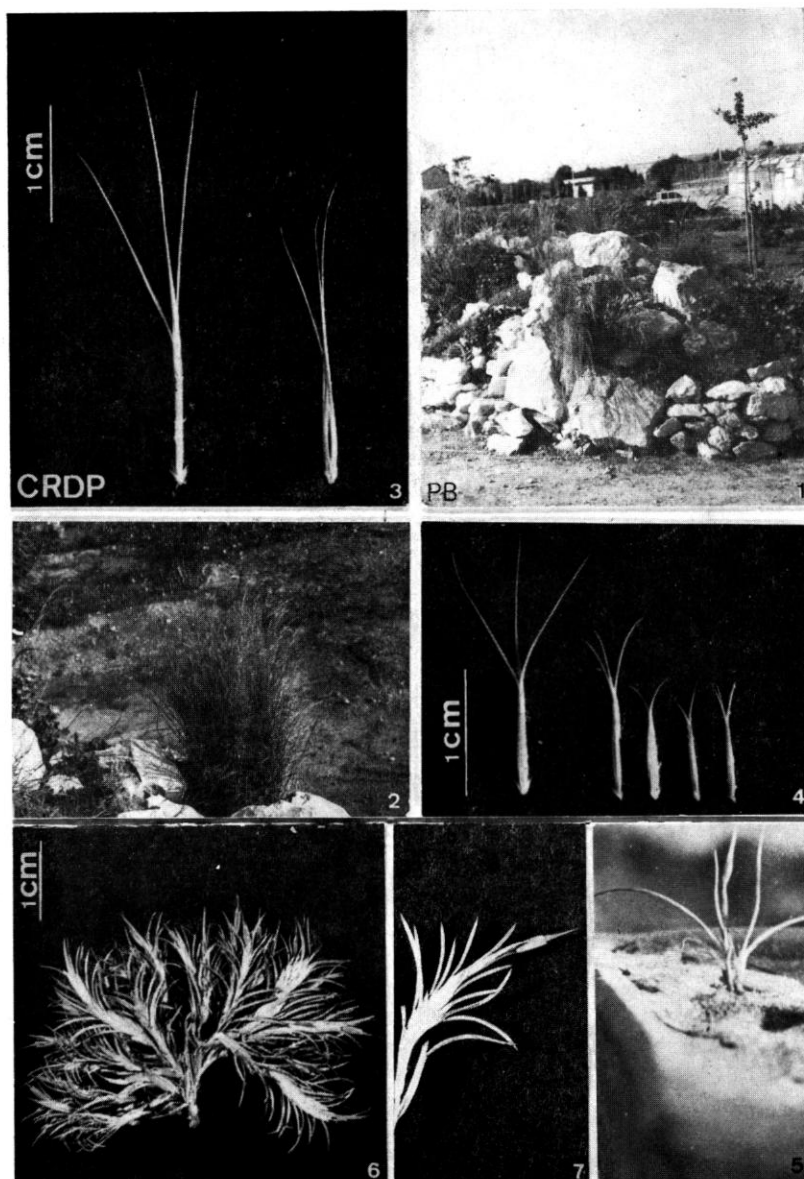


Pl. 2. — *Aristida brevisubulata* Maire : 1, plant de l'Ennedi; 2, pousse de culture à 2 axes paniculaires uniflores.

Ainsi, des conditions écologiques défavorables telles que pénurie de précipitations (conditions naturelles), chocs thermiques et changements microclimatiques brusques (conditions expérimentales) agissent sur la plastique de l'espèce, réduisent sa taille et simplifient sa panicule au point que dans le cas extrême il ne reste qu'un axe à épillet uniflore. En raison du peu de matériel à notre disposition, il n'a pas été — pour l'instant — possible de vérifier si une telle structure correspond à un simple accommodat ou est héréditaire. Quoi qu'il en soit, ces recherches expérimentales peuvent être comparées à des structures florales existant chez certaines graminées sud-américaines. J. R. REEDER et Ch. REEDER ont, en 1968, étudié (43) deux genres monospécifiques de la tribu des *Slipex* : *Aciachne pulvinata* et *Parodiella erectifolia* des Hautes Andes du Vénézuëla, de la Colombie et du Pérou. Ces deux sippes endémiques semblent, comme l'indiquent ces auteurs, étroitement affines. Nous pensons qu'ils dérivent d'un tronc ancestral commun (similitude de l'embryon, nombre chromosomique identique, $2n = 22$; configuration semblable des lodicules)¹.

b) Aire à précipitations moyennes annuelles comprises entre 300 et 400 mm. Spécimen des pelouses dérivées à *Terminalia brownii*, *Albizzia sericeocephala*, *Aristida rhinoclhoa* et *Diectomis fastigiata* (1 pousse à une seule panicule à 6 épillets 1-flores en provenance des rocaïles du Djebel Bolgni; en 1967, année de récolte de cet échantillon, les précipitations ont été inférieures à 300 mm. Koutoum à une quarantaine de kilomètres de ce site n'a reçu, de juin au 11 septembre, que 219 mm).

1. Une seule différence ayant trait à la vascularisation peut être mentionnée : lodicules adnées à 1 vaisseau de protoxylème (structure régressée d'*Aciachne*) ou sans vaisseau (structure surévolue de *Parodiella* par disparition du dernier élément de xylème homologue de celui de l'autre espèce).



Pl. 3. — *Aristida rhiniochloa* Hochst : 1, aspect des cultures sur la rocaille du jardin botanique : au premier plan, lignée d'El Fasher; à l'arrière-plan, lignée de l'Ennedi (pousses G2jb.); 2, gros plan sur les pousses d'El Fasher; 3 et 4, série régressive des subules; 3, diaspores à dimensions subulaires extrêmes du plant Ennedéen; 4, diaspores d'un plant G2jb. homologues des précédentes; 5, pousse naine à axe 2-flore, issue de la lignée Ennedéenne, dont les plantules ont été traumatisées à l'étuve et en plein mistral; 6 et 7, *Acia-chne pulvinata* Benth.; 6, aspect général; 7, détail d'un axe à épillet 1-flore.

Comme nous croyons l'avoir démontré (9) pour les *Aristides* (genres *Stipagrostis* et *Aristida*), la forme des cellules siliceuses des limbes de ces deux espèces, quoique différente, n'est pas incompatible avec une ascendance phylogénique commune. La caractéristique la plus remarquable de ces graminées a un rapport étroit avec les structures d'inflorescences décrites. Chez *Parodiella*, la panicule est constituée de 10-20 (parfois davantage) épillets 1-flores. Chez *Aciachne*, l'appareil reproducteur comprend un axe à 1-2 (rarement 3) épillets 1-flores (Pl. 3, fig. 6-7). Or, nous avons démontré qu'une inflorescence réduite à un épillet dérivait d'un axe paniculaire multiflore. Nous en déduisons que les plants d'*Aciachne pulvinata* portaient dans un passé lointain, au sein d'une contexture écologique probablement différente, des axes paniculaires multiflores. A notre avis, les représentants fossiles du tronc ancestral étaient — en outre — dotés à une étape de la phylogénèse de ce microphyllum, de glumes et de lemnes penta-nervurées¹.

DEUXIÈME SÉRIE DE RECHERCHES. RÉGRESSION DES SUBULES D'ARÊTE

PRINCIPE D'EXPÉRIMENTATION

Si, précédemment, nous n'avons rien changé au biocycle des plants d'*Aristida rhiniocloa* qui se comportaient en thérophytes, dans une autre expérience, nous nous sommes appliqué (4) à prolonger la durée de l'existence du premier plant introduit au jardin botanique de Marseille, en le plaçant dans une contexture écologique différente de celle de son milieu d'origine (suppression de la longue période de sécheresse tropicale; ambiance en serre égale ou supérieure à 20° durant l'hiver méditerranéen; arrosage au liquide de Sachs).

RÉSULTATS

Tandis qu'en Afrique tropicale, le biocycle d'*Aristida rhiniocloa* s'étale durant un laps de temps variant de deux à sept mois selon la latitude et correspond *grosso modo* à l'époque de la saison des pluies, le plant de la serre du jardin botanique a vécu dix-neuf mois et fleuri quatre fois (6^e, 11^e, 16^e, 18^e mois). Il s'est desséché alors que, tuteuré, il atteignait la taille de 2,70 m (Pl. 4)². L'un des rejets latéraux de 2,15 m émis avant le 12^e mois avait la structure suivante : axe de premier ordre de 1,25 m, 9-nodé, prolongé par une panicule de 40 cm (1^{re} floraison); à l'aisselle de la base des gaines des septième et huitième nœuds, deux ramifications de deuxième ordre tétranodées et à panicules terminales atteignant respectivement 70 à 90 cm (2^e floraison), l'inférieure émettant latéra-

1. Ce chiffre correspond au nombre le plus élevé de nervures des pièces correspondantes de l'une et l'autre espèce actuelle.

2. Ce document sera publié dans la revue : Ann. Fac. Sc. Marseille 44 (1971).

lement au niveau du deuxième nœud une ramification tertiaire fructifère 1-nodée, la supérieure supportant au niveau des nœuds d'ordre 1, 2, 3 — à partir de la base — des rameaux tertiaires dont les deux derniers

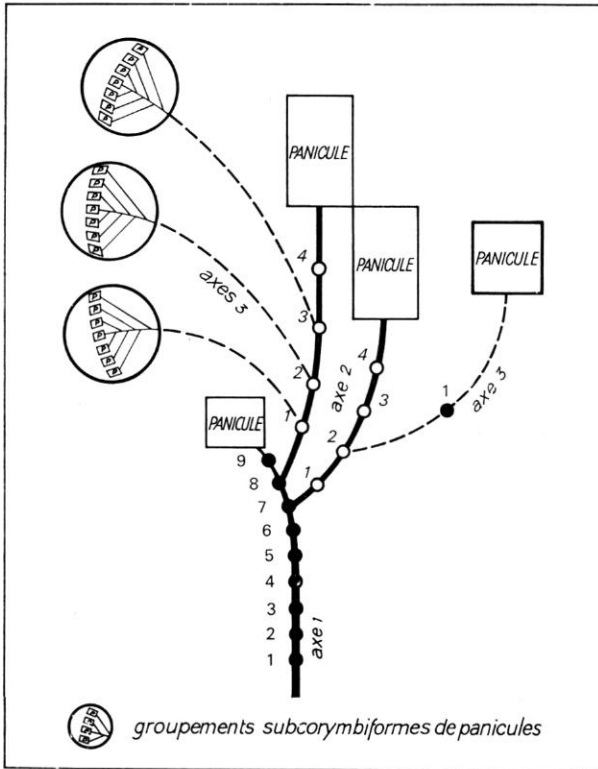


Fig. 1. — Schéma d'un rejet latéral d'*Aristida rhiniochloa*.

caractérisés par l'épanouissement de 6 à 7 panicules terminales 1-nodées, subcorymbiformes dont les points d'insertion s'échelonnent sur une distance de 1 cm au plus. En somme, on peut dénombrer sur la verticale théorique limitée par les extrémités de ce rejet, 13 nœuds caulinaires.

INTERPRÉTATION

ÉTUDE DE LA VARIATION DES SUBULES D'ARÊTE.

Comparant le matériel aborigène africain aux plants d'*Aristida rhiniochloa* introduits au jardin botanique de St-Jérôme, nous avons pensé que, dans l'optique de ce travail, l'étude de l'arête à trois subules présentait le plus d'intérêt. Nos observations ont porté sur des spécimens

récoltés dans différents biotopes africains¹ et sur les échantillons de culture à Marseille dont ceux qui proviennent de l'Ennedi correspondent à la nomenclature suivante : pousse géante G1 tuteurée en serre (diaspores de 2^e floraison : 2 fl. G1s; diaspores de 3^e floraison : 3 fl. G1s); pousse G2s. cultivée en serre, issue de diaspores 2 fl. G1s; pousse G2jb cultivée au jardin botanique issue de diaspores 3 fl. G1s.

Moyenne arithmétique et intervalle de confiance $\bar{X} \pm 3 \text{ Sm}$.

L'analyse du tableau 1 montre que les intervalles de confiance de la moyenne arithmétique des subules médiane et latérale des diaspores 3 fl. G1s nées en serre sur la pousse géante G1 et celles des plants G2jb qui en dérivent s'écartent très sensiblement des valeurs correspondantes des spécimens aborigènes et de culture. L'étude des classes modales confirme ces résultats et montre que cette nouvelle amplitude des valeurs du critère biométrique s'est transmise d'une génération à l'autre².

Polygones de fréquence (graph. 1 et 2).

Notre étude critique portera sur les subules latérales d'arêtes deux fois plus nombreuses que la médiane sur une diaspore.

Les principaux ouvrages fondamentaux traitant de la systématique de l'espèce mentionnent une variation des subules³ restreinte aux intervalles 20-25 mm (28) ou 18-30 mm (47).

Les dimensions subulaires que nous avons retenues lorsque l'espèce végète au sein d'une texture écologique optimale sont celles de l'échantillon d'El Fasher (terrain d'aviation horizontal; Aristidée placée dans une très légère dépression à peine perceptible assurant une certaine immobilité de la nappe d'eau de pluie). Leur polygone de fréquence — A1 — comparé au polygone — A2 — des subules d'un des descendants du jardin botanique reflète assez fidèlement la plasticité maximale de ces pièces florales (graph. 1).

En Ennedi, *Aristida rhiniochloa* confinée en limite d'aire septentrionale, porte des subules plus courtes que le plant d'El Fasher [(12) et nouvelles mesures]. Aussi, son polygone de fréquence — B1 — se situe entre les polygones — A1 — et — A2 — des diaspores des plants de la lignée d'El Fasher (graph. 1). Corrélativement, le diagramme — B2 — de l'échantillonnage 2 fl. G1s. se superpose presque — comme on pouvait s'y attendre —⁴ à la ligne brisée de variabilité de — A2 —.

1. Les résultats seront exprimés dans un tableau qui paraîtra dans les Ann. Fac. Sc. Marseille 44 (1971).

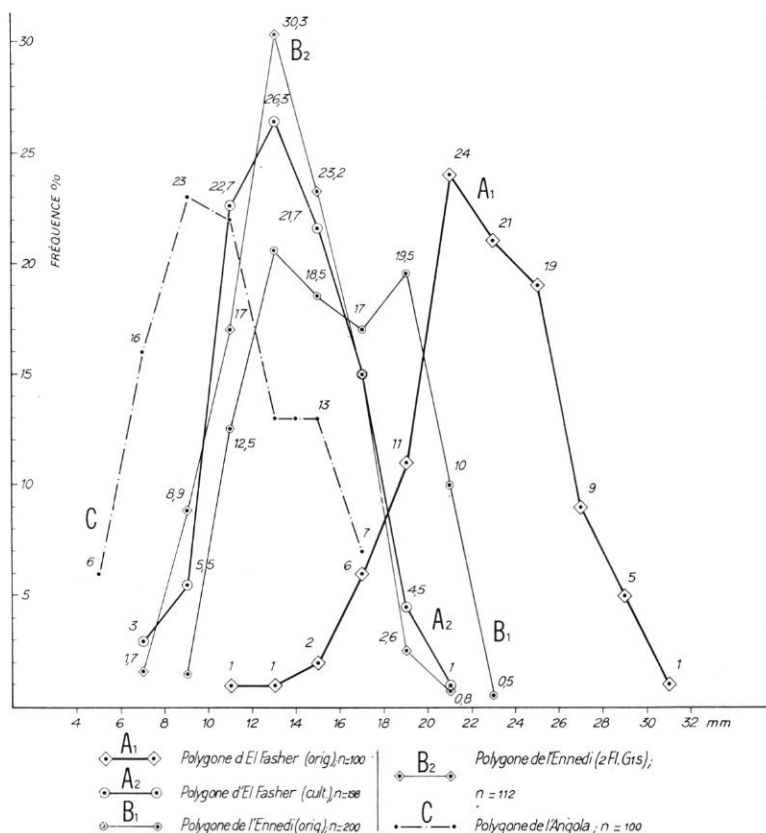
2. Par contre, la taille des plants G2jb. qui se sont comportés, à ciel ouvert, en thérophytes, n'a pas varié.

3. HENRARD et DE WINTER signalent toutefois que les subules atteignent rarement 40 mm.

4. Quoique l'expérience ait été réalisée ici en serre, alors que le matériel d'El Fasher a été semé en plein air, nous pensons que le test est concluant. En effet, nous avons précédemment signalé (7), que, pour le critère des glumes, on observait chez *Aristida meccana* moins de différences entre les spécimens semés en serre et en plein air qu'entre les échantillons d'Afrique comparés à ceux du jardin botanique.

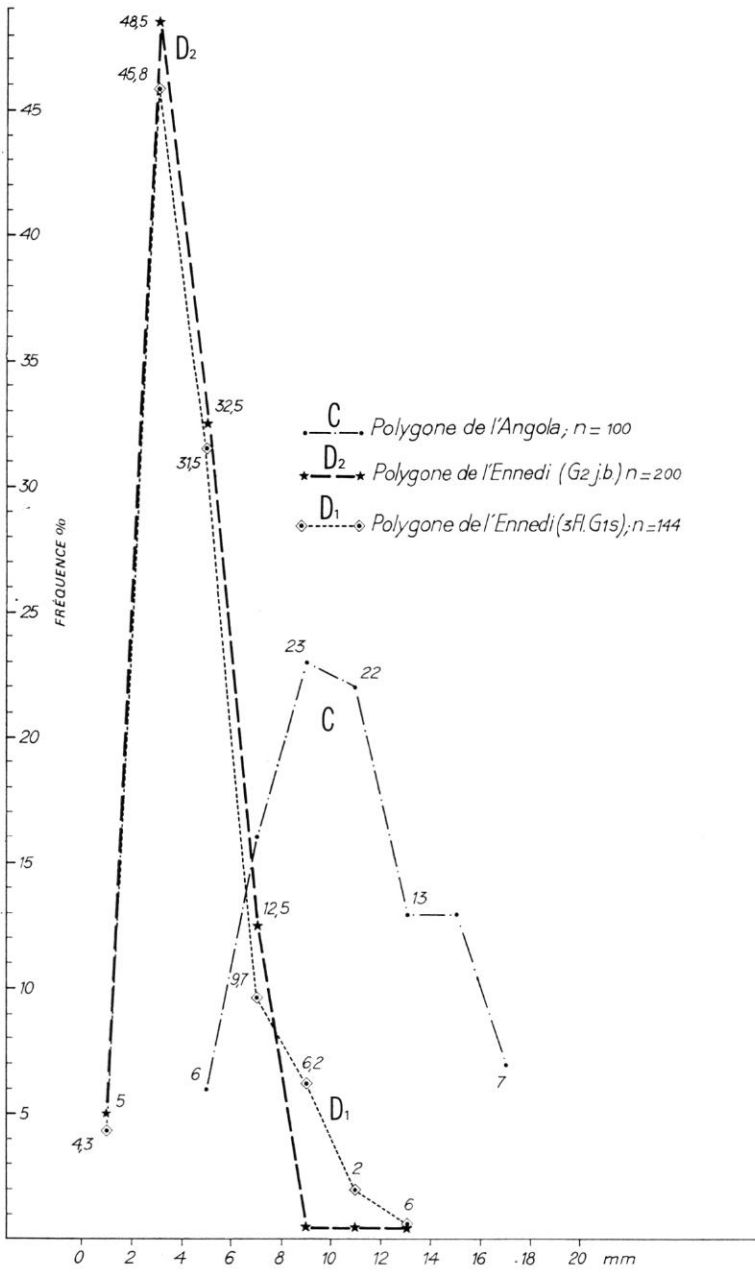
Nous pensons que le diagramme des diaspores de l'Angola — C — ayant 94 % des fréquences dans certains intervalles de classe de — A2 — procède d'une variation extrême mais normale des subules d'arête. Par contre, les polygones — D1 — et — D2 — de 3 fl. *G1s.* et *G2jb.* (graph. 2)

GRAPHIQUE 1.



ayant 91,2 à 98,5 % des fréquences en dehors des intervalles de classe de — A2 —, 50 à 53,5 % des fréquences en dehors de ceux du polygone — C — ont une signification d'hétérogénéité en regard du génotype *longueur des subules d'arête*. Ce génotype d'espèce rassemble, en effet, les différents phénotypes des populations de diaspores envisagées dans notre travail et dont la plupart des polygones de fréquence s'inscriraient — s'ils étaient tracés — sur des ordonnées passant par les points médians des intervalles de classe de — A2 — ou seraient décalés vers les abscisses supérieures.

GRAPHIQUE 2.



Test d'homogénéité des moyennes arithmétiques.

L'hétérogénéité du génotype *longueur des subules d'arête* explicitée par les polygones — D1 — et — D2 — comparés aux précédents peut aussi être appréciée par le test d'homogénéité de la moyenne arithmétique des fréquences (tableau 2). Les valeurs de *t* respectives aux échantillonnages [1] et [4] d'une part, [1] et [5] d'autre part, diffèrent grandement de celles de l'échantillonnage [1] comparé à [2] ou [1] comparé à [3].

TABLEAU 2. — TEST D'HOMOGENÉITÉ $t = \frac{m_1 - m_2}{Sd}$ DE LA LONGUEUR DES SUBULES D'ARÊTE DE QUELQUES SPÉCIMENS D'*Aristida rhiniochloa* DE LA LIGNÉE DE L'ENNEDI

RÉFÉRENCES DU MATÉRIEL COMPARÉ	SUBULE MÉDIANE	SUBULES LATÉRALES
Ennedi origine [1] et G ₁ , 2 ^e floraison, serre [2]	t = 2,79	t = 3,70
Ennedi origine [1] et G ₂ , serre [3]	t = 2,47	t = 3,52
Ennedi origine [1] et G ₁ , 3 ^e floraison, serre [4]	t = 48,85	t = 103,78
Ennedi origine [1] et G ₂ , jardin botanique [5].	t = 60,53	t = 126,25

Formules explicatives $(Sd)^2 = S^2m_1 + S^2m_2$. Variance standard de $m_1 : S^2m_1 = \frac{(X-n_1)^2}{n_1(n_1-1)}$

Les indices 1 et 2 se rapportent le premier à l'échantillon de gauche, le second à l'échantillon de droite. m_1 et m_2 sont les valeurs des moyennes arithmétiques des échantillons. X = valeur du point médian de chaque intervalle de classe; n_1 et n_2 représentent le nombre de subules mesurées par échantillon.

Commentaires. Les valeurs de t supérieures à 2,6 indiquent avec 99 % de sécurité que les différences des moyennes ne sont pas dues au simple hasard et sont significatives.

On peut se faire une idée précise des valeurs de t imputables à la plasticité¹ ou de celles qui ont une autre signification (tableau 3) en comparant l'échantillonnage d'El Fasher (optimum écologique indirect) à celui de la même lignée en culture² et à ceux de la série de l'Ennedi. Il s'ensuit que les valeurs correspondant aux mesures statistiques de 3 *fl. G1s.* et de G2*jb.* rapportés au plant d'El Fasher sont nettement supérieures aux valeurs des différents prélèvements effectués sur des spécimens de diverses contrées d'Afrique rapportés au même échantillonnage-test et aussi à celle qui exprime la plasticité maximale (valeur de t pour les diaspores d'El Fasher comparées à celles de la même lignée en culture).

1. En raison du faible intervalle séparant les valeurs de t pour les subules latérales de [8] comparé à [13], de [8] comparé à [9], on peut considérer que dans la station d'Angola, la longueur réduite de ces organes de l'arête est encore imputable à la plasticité écologique.

2. Évaluation de la plasticité maximale : nous avons déjà exposé le principe de cette méthode dans un précédent travail [7].

TABLEAU 3. — TEST D'HOMOGÉNÉITÉ $\frac{t = m1-m2}{Sd}$ DE LA LONGUEUR DES
SUBULES D'ARÊTE D'*Aristida rhiniochloa*
SPÉCIMENS DE LA LIGNÉE DE L'ENNEDI COMPARÉS A L'ÉCHANTILLON D'EL FASHER

RÉFÉRENCES DU MATÉRIEL COMPARÉ	SUBULE MÉDIANE	SUBULES LATÉRALES
El Fasher origine [8] et Matériel de l'Ennedi [1]	t = 38,8	t = 36,2
El Fasher origine [8] et G ₁ , 2 ^e floraison [2] . .	t = 36,3	t = 49,8
El Fasher origine [8] et G ₂ , serre [3]	t = 25	t = 38,9
El Fasher origine [8] et Echantillon de l'Angola [13]	t = 38,3	t = 63,1
El Fasher origine [8] et El Fasher culture [9].	t = 42	t = 58,7
El Fasher origine [8] et G ₁ , 3 ^e floraison, serre.	t = 77,3	t = 110,6
El Fasher origine [8] et G ₂ , jardin botanique [5]	t = 74,5	t = 121,1

TABLEAU 4. — CRITÈRE $X \pm 3 Sm$ (mm) DE LA LONGUEUR DES SUBULES
DE LA LEMME D'*Aristida rhiniochloa*
(Méthodologie fondée sur le transfert des lignées tropicales en région
méditerranéenne : translation latitudinale de 3 211 km).

STATION	SUBULE MÉDIANE	SUBULE LATÉRALE	COMMENTAIRES
El Fasher (origine) . .	25,24 \pm 1,737	22,46 \pm 1,086	Indications sur la plasticité écologique.
El Fasher (cultures) .	17,03 \pm 0,936	13,53 \pm 0,611	
Ennedi (origine) . . .	17,74 \pm 2,556	15,76 \pm 0,689	Faible amplitude plastique (lignée en limite d'aire tropicale).
Ennedi (cultures) Plante géante. Expression normale du génotype.	16,57 \pm 0,775	13,50 \pm 1,193	
Ennedi (cultures) Plante géante. Autre expression du génotype.	7,61 \pm 1,335	4,54 \pm 0,554	Dérive du génotype
Ennedi (cultures) Échantillon G2jb.	7,28 \pm 0,63	4,17 \pm 0,33	Génotype nouveau transmis dans la descendance.

La signification de ces nouvelles recherches biométriques est d'autant accrue qu'on les compare (tableau 4) aux conclusions de BIDAULT sur le taxon *Festuca ovina* ss. var. *glauca*. Cet auteur mentionne pour la longueur de l'arête des populations naturelles et de culture, des variations de moyennes infimes ($1,1 \pm 0,20$ mm; $1,3 \pm 0,2$ mm)¹.

EXPRESSION NOUVELLE DU GÉNOTYPE « LONGUEUR DES SUBULES D'ARÊTE ». SIGNIFICATION ÉVOLUTIVE.

Les résultats statistiques obtenus démontrent que, pérennisé à 19 mois, un plant d'*Aristida rhiniochloa* a, à partir de panicules de 3^e et 4^e floraison² formées sur des ramifications latérales ascendantes, produit des lemmes à subules d'arête très courtes, particularité qui s'est transmise dans la descendance lors de l'unique floraison des spécimens du type *G2jb*. à comportement thérophytique. Ainsi, par modification radicale de son écologie, une pousse d'*Aristida* a libéré une expression nouvelle de son génotype.

Cet exemple concret de morphogénèse expérimentale réalise un jalon intermédiaire entre les diaspores à subules bien développées et celles d'une espèce de l'Angola — *Aristida Humbertii* (13) — à trois mucrons subulaires (le central de 73 μ , les latéraux de 35 à 44 μ). Chez cette espèce, le nanisme des subules pourrait suggérer un rappel de structure ancestrale en accord avec la loi biogénétique de HAECKEL (ontogénèse recapitulante la phylogénèse). Allant — dans le cadre de notre étude — à l'encontre de ce postulat, nous avons — en 1964 (3) — formulé l'hypothèse selon laquelle l'évolution de l'arête des *Aristida* se serait effectuée dans le sens de la régression des subules latérales plutôt que dans le sens de leur progression. Nous pensons maintenant que cette interprétation est encore acceptable. En effet, à l'époque très ancienne où les graminées portaient glumes, glumelles³ et glumellules foliarisées, il devait exister une homologie étroite entre les feuilles caulinaires et ces pièces. De plus, les unes et les autres respectaient déjà le gradient ascendant-descendant à palier que nous avons mis en évidence sur certaines herbes

1. Le coefficient de variabilité $v = 100 \sigma / \bar{X}$ de la longueur des subules latérales d'arête calculé pour chaque échantillonnage donne les valeurs suivantes : Ennedi, origine : 20,5; 2 fl. G1s. : 31,1; 3 fl. G1s. : 48,6; G2s. : 20,1; G2jb. : 37,2; El Fasher origine : 16; cultures d'El Fasher : 21,1; Angola : 29,6; Arboretum d'Abéché : 18,1; Abyssinie : 22,2; Magalakwin : 21,5; Umtali : 14,7. Ces normes traduisent une variation légèrement supérieure à celle mentionnée par BIDAULT pour l'arête de divers sippes du *Festuca ovina* (14, 48 à 30,4).

Si l'on regroupe en un lot l'échantillonnage d'El Fasher et celui de culture de la même lignée translatée, son coefficient de variation traduit une plasticité plus élevée (valeur : 63,3). Un regroupement analogue effectué pour les échantillonnages de l'Ennedi — station mère — et de 3 fl. G1s. donne pour le même coefficient, la valeur 585 qui reflète une autre signification (dérive du génotype).

2. La plante desséchée au bout de 19 mois d'existence, nous n'avons pas pu obtenir de graines à partir des diaspores de 4^e floraison.

3. TRAN THI TUYET HOA et CUSSET (41) ont montré l'homologie complète entre lemme et feuille végétative. Nous avons récemment (6) confirmé cette interprétation.

actuelles (8). Si donc le fait de posséder des mucrons au bout du corps lemmaire correspondait nécessairement à un caractère archaïque antérieur au stade à subules développées, cette particularité impliquerait aussi un nanisme limbaire concomitant des feuilles caulinaires des toutes premières graminées fossiles. Or, pour être compétitifs et survivre au milieu d'autres nombreux végétaux, il est vital que les sippes de l'ordre des graminées très probablement apparu au Crétacé, aient alors été dotés de feuilles végétatives à limbe allongé assurant l'essentiel de l'activité photosynthétique de l'individu. Nous espérons que cette interprétation pourra un jour ou l'autre être confirmée par la découverte de protofossiles graminiformes. En attendant, de très beaux exemples d'épillets de graminées actuelles exprimant un retour à l'état végétatif sont connus : *Megastachya mucronata* (29); citons pour les avoir examinés ceux du *Phyllostachys aurea*. Sur ces échantillons, les pièces préperianthaires sont entièrement foliarisées (gainés et limbes nettement discernables) et rappellent une structure d'ascendance lointaine.

L'un des termes ultimes de la série orthogénétique de régression des subules correspondrait à la réduction de la glumelle inférieure au corps lemmaire à la suite de la disparition des mucrons. Aucun *Aristida* possédant cette particularité n'a encore été décrit. Son existence est toutefois du domaine des probabilités. Nous nous basons dans cette optique évolutive, sur les nombreux exemples de diaspores mutiques connues chez les graminées (29 et 30), sur nos expériences de culture et sur un certain nombre d'*Aristides* montrant la petitesse de la longueur des subules latérales¹ ou leur disparition². En particulier, sur des spécimens d'*Aristida cumingiana* récoltés par QUARTIN-DILLON en Abyssinie, JACQUES-FÉLIX (31) a observé des glumelles inférieures à arêtes latérales très réduites et dans une récolte faite en Guinée (J.F. 1413), il a découvert un nombre significatif d'épillets dont l'arête est rigoureusement simple. Pour notre part, sur du matériel congolais, nous avons fait la même observation avec un pourcentage de lemmes rigoureusement uniaristées et sans mucrons latéraux, voisin de 99,4 %. Or, l'étude de la vascularisation de cette pièce florale montre que les cordons apicaux de xylème des faisceaux latéraux du corps lemmaire 3-nervié se raccordent au faisceau central, juste à l'endroit où il s'insinue dans l'arête, par l'intermédiaire d'une ligne de cellules méandriiformes non xylémiques. Il faut souligner d'ailleurs que dans le cas des lemmes trifides, il existe au même niveau de tels ponts d'anastomose. JACQUES-FÉLIX (31) ayant démontré le caractère intraspécifique de la variabilité de l'arête du complexe *Aristida cumingiana*, *Aristida diminuta*, a rapporté le deuxième taxon au premier. En effet, l'étude anatomique de ces sippes lui a permis de mettre en évidence deux particularités très remarquables. La gaine externe y est

1. *Aristida abnormis*, *Ar. curtissii*, *Ar. dichotoma*, *Ar. divergens*, *Ar. floridana*, *Ar. geminiflora*, *Ar. jacquiniana*, *Ar. jorullensis*, *Ar. laxa* var. *karwinskiana*, *Ar. longespica*, *Ar. oreuttiana*, *Ar. pilosa*, *Ar. purpurea*, *Ar. ramosissima*, *Ar. redacta*, *Ar. schiedeana*, *Ar. spuria*, *Ar. ternipes*, *Ar. utilis*.

2. *Aristida cumingiana* var. *diminuta*, *Ar. parvula*, *Stipagrostis anomala*.

incomplète (cas exceptionnel) et les cordons fibreux abaxiaux et adaxiaux de la zone internervuraire juxta-marginale se rejoignent presque, alors que, chez la plupart des *Aristides*, on observe à ce niveau, en position adaxiale, soit un épiderme banal et une travée de chlorenchyme non rayonnant, soit une strate de tissu bulliforme surmontant une travée de cellules incolores placée au-dessus d'un agrégat de chlorenchyme non rayonnant. Nous confirmons la valeur de tels critères spécifiques à la suite d'une étude réalisée sur du matériel en provenance d'autres stations. En mentionnant enfin, que, sur près de 200 sippes africains et australiens examinés, nous n'avons trouvé, à un degré moindre, de telles anomalies que chez le taxon pérenne *Aristida recta*, nous mettons en lumière la valeur de ces considérations de morphologie et d'anatomie comparées¹.

CONCLUSION

L'influence de l'environnement sur l'évolution des espèces, a déjà été relatée par divers auteurs : ELIAS-1942, SIMPSON-1944, RUBTZOV²-1945, KRUCKEBERG (32), STEBBINS (44), BIDAULT (1). R. NOZERAN (38) s'est intéressé à la connaissance de la morphogénèse des plantes supérieures pour la conduite de leur multiplication végétative. Certaines expériences lui suggèrent que les types de fonctionnement que nous connaissons dans la morphogénèse normale du végétal n'épuisent pas les divers types possibles de fonctionnement de son patrimoine héréditaire. Pour l'auteur, certaines formes issues d'un mode de fonctionnement intégré et automaintenu du génotype de l'individu pourraient être apparues d'une manière aléatoire, du fait de conditions particulières de culture d'espèces importées de milieux écologiques différents. Nos recherches expérimentales sur les diaspores d'*Aristida rhiniochloa* montrent le bien fondé de ces assertions, car par variation radicale des facteurs écologiques, nous avons observé une modification tangible du génotype longueur des subules d'arête, nouvelle expression que le végétal portait à l'état latent³.

Nous hissant à l'échelle des concepts évolutifs, nous pensons que l'expérience réitérée itérativement avec des lemmes à subules raccourcies,

1. L'espèce sud-américaine *Aristida capillacea* dont l'analogie morphologique avec *Ar. cumingiana* est frappante — A. RICHARD in HENRARD (24) — possède, fait remarquable, exactement les mêmes caractéristiques anatomiques essentielles que celles mentionnées par JACQUES-FELIX pour l'espèce africaine. Seuls, quelques critères mineurs différencient ces deux sippes que nous considérons comme des paléo-endémiques et plus précisément comme des schizoendémiques (P. BOURREIL, Th. R. SODERSTROM, Y. REYRE, recherches en cours sur ce groupement qui sera fractionné en deux sous-espèces).

2. Les trois premiers auteurs sont cités par STEBBINS (44).

3. En effet, nous pensons que pour l'espèce envisagée, la réduction des subules d'arête est liée au fait que les diaspores ont pris naissance sur des rameaux dont les zones méristématiques initiales n'avaient jamais été conçues par le végétal (axes 4 et 3) tandis que celles des axes 2 sont figurées à l'état de bourgeons latents sur toutes les pousses. Les méristèmes des axes 3 et 4 sont donc préfigurés virtuellement ou en potentialité dans les bourgeons des axes 2.

les ferait régresser au point qu'elles ne dépasseraient pas la taille de mucrons et pourraient éventuellement disparaître comme c'est souvent le cas (glumelles mutiques).

Il serait tentant d'induire de notre expérience préliminaire et au su de l'exemple typique du taxon *Aristida Humbertii* que la régression des subules, procède d'un déterminisme strict et qu'en conséquence les graminées pérennes dérivent d'annuelles¹. C'est le cas du sippe méditerranéen à arête normale, *Aristida adscensionis* L. subsp. *caerulescens* — remaniement proposé récemment (14) — qui est issu de l'espèce *Aristida adscensionis* L., annuelle pantropicale subcosmopolite. Mais, les Aristides à subules latérales réduites ou inexistantes se répartissent d'après les renseignements collationnés (24 à 27) en 14 pérennes et 9 annuelles. Il faut noter, de plus, qu'au sein de la tribu des *Aristideae*, les subules latérales régressent bien plus fréquemment que la médiane². En conséquence, la réduction des subules peut être provoquée par des stimulations de l'environnement qui ne sont pas nécessairement les mêmes que celles de notre expérimentation. Des mutations en chaîne, échelonnées dans le temps et indépendantes des facteurs externes (chez certains Aristides), des phénomènes de polyploïdisation (autopolyploïdie ou allopolyploïdie, chez d'autres graminées) pourraient peut-être provoquer les mêmes résultats.

Ces réflexions nous incitent à proposer le concept de l'éventualité d'une dérive du génotype des souches ancestrales. Bien loin d'exclure les idées en vogue des généticiens sur l'évolution par mutation, polyploïdie, radiation adaptative, cette dérive sollicitée parfois par différentes variations itératives de l'environnement, s'extériorise sous forme de certaines orthogénèses régressives ou progressives³ et contribue à la diversification des graminées. A l'échelle interne, les phénomènes cytologiques responsables de ces orientations phylogénétiques agissent sur la régulation du fonctionnement des méristèmes assurant¹ la croissance des subules. Dans un cas (régression inatavique), les zones méristématiques de multiplication cessent de fonctionner dès les premiers stades du développement de l'arête, dans l'autre (hypertélie), elles se divisent exagérément.

1. Le problème de l'origine des thérophytes a été abordé par NÈGRE (35).

2. Nous ne connaissons actuellement chez les Aristides que deux exemples de régression accentuée de la subule médiane lemmaire : *Aristida rhiniochloa* (culture 3, fl. G1s., G2jb.; *Aristida humbertii*). La réduction des subules latérales n'affecte que 6,5 % des espèces des genres *Aristida* et *Stipagrostis*.

3. La dérive génotypique des subules peut, chez *Aristida pallens* (espèce sud-américaine) évoluer dans le sens contraire de celle d'*Aristida humbertii*. Résultant d'un accroissement démesuré imputable à une orthogénèse hypertélique, la taille de l'arête de cette espèce varie de 70 à 160 mm tandis que celle du corps lemmaire prend des valeurs situées dans l'intervalle 10-20 mm. Les deux rapports suivants (R. feuille = longueur limbe / longueur gaine; R. diaspore = longueur subules / longueur corps lemmaire) appliqués aux pousses aborigènes (populations naturelles) d'*Aristida rhiniochloa* et d'*Aristida pallens* nous renseignent immédiatement sur les structures d'arête normale et aberrantes : *Aristida rhiniochloa* : R.f. # 0,5-3; R.d. # 2-3. *Aristida pallens* : R.f. # 2 au plus; R.d. # 6 (var. *genuina*) à 16 (var. *tragopogon*).

Enfin, bien loin de clôturer les recherches, notre conclusion résume plutôt une introduction à un vaste problème, car nous venons d'entrevoir une fenêtre qui s'ouvre sur l'impressionnant chantier de l'évolution.

ORIGINE DU MATÉRIEL ÉTUDIÉ.

Aciachne pulvinata Benth. : Andes de Bolivie et du Pérou, A.W. Hill 503, 1-III-1903 (K). — *Aristida cumingiana* Trin. et Rupr. var. *diminuta* (Mez) Jacq.-Fél. : endroit frais des vallées, Elizabethville, Congo, J. Bequaert 597 L, 23-IV-1914 (Br). — *Aristida rhiniochloa* Hoschst. : [1], Attakou kordi Ennedi, 20-IX-1964 (Herb. H. GILLET); [6], Arboretum d'Abéché, H. Gillet, 16-IX-1965 (Herb. O.C.L.A. TCHAD); [7], in montibus pr. Pagers terr. Agov. Abyssinie, alt. 3500, Schimper 2285, 18-IX-1857 (MPU); [13], Angola, Welwitsch 7360 (MPU); [8], terrain d'aviation d'El Fascher, Djebel Bolgni, Taringei rock, Soudan, P. Bourreil et P. Quézel, IX-1967 (MARS); [10], Magalakwin, N. Transvaal, H. G. Schweickerdt 1950, IV-1947 (B); [11], culture du Jardin botanique de Praetoria, semences provenant de Breslau, Limpopo River, Schweickerdt 1631, 14-III-1947; [12], Umtali, umvumvumu, River Valley, Fisher et Schweickerdt 515, 26-1-1948.

Matériel déposé à l'herbier du laboratoire de Phanérogamie du Muséum national d'Histoire Naturelle de Paris.

Échantillons de culture d'*Aristida rhiniochloa* à axes 1-flores ou pauciflores. Portion d'un échantillon G2jb. Diaspores à subules de longueur maximale et minimale en provenance de l'Ennedi et des cultures (G2jb.) de cette lignée.

Matériel déposé à l'herbier du Laboratoire de Botanique de la Faculté des Sciences de Marseille (U.E.R. de Saint-Jérôme). Pousses de culture : portion du plant G1s.; pousses G2s.; pousses G2jb.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

1. BIDAULT, M. — Essai de taxonomie expérimentale et numérique sur *Festuca ovina* L. s. l. dans le sud-est de la France. Rev. Cytol. et Biol. vég. **31** : 229-261 (1968).
2. BOURREIL, P. — Remarques taxinomiques sur le genre *Aristida* L. C. R. Ac. Sc. Paris, **257** : 213-216 (1963).
3. — Structure du limbe et évolution de la lemme au sein du deuxième groupe du genre *Aristida*. Conséquences d'ordre taxinomique. C. R. Ac. Sc. Paris **259** : 2491-2494 (1964).
4. — Sur l'écologie, la germination et la culture de quelques graminées africaines du genre *Aristida* L. Ann. Fac. Sc. Marseille **29** : 82-87 (1967).
5. — Technique de recherche du plan de vascularisation des feuilles des Aristides. Élaboration d'un phyllogramme plan-vasculaire. Amplitude de variations du mode d'alternance des faisceaux. Bull. Soc. Bot. Fr. **114**, 7-8 : 303-318 (1967).
6. — Documents sur l'orthogenèse régressive du gynécée et de la paléa des *Aristideae*. Adansonia, ser. 2, **9** (3) : 429-437 (1969).
7. — Première révision du complexe *Aristida meccana*, *Aristida mutabilis* (Gramineae). Taxon **18** (5) : 501-521 (1969).
8. — Le gradient de la vascularisation principale des feuilles caulinaires et de leurs homologues sur l'épillet, chez les Graminées. C. R. Ac. Sc. Paris **269** : 1629-1631 (1969).
9. — Morphologie et anatomie comparées des genres *Aristida* et *Stipagrostis*. Ecophylétisme du genre *Stipagrostis*. Phylogénèse et chronologie des Sections des Aristides. Ann. Fac. Sc. Marseille **42**, 323-382 (1969).
10. — Réflexions suscitées par la culture de graminées africaines à proximité du littoral nord-ouest méditerranéen. J.A.T.B.A. (**16**, 11-12 : 529-533 (1969) manuscrit transmis).
11. BOURREIL P. et GILLET H. — Sur la présence d'un *Aristida* d'Ethiopie et d'Afrique australe dans le massif de l'Ennedi (Nord Tchad). J.A.T.B.A. **12**, 1-2-3 : 108-113 (1965).

1. Ils sont à la base de ces organes.

12. — Caractères morpho-anatomiques d'*Aristida rhiniochloa* Hochstetter d'après des spécimens de l'Ennedi (Nord-Tchad). J.A.T.B.A. **16**, 1 : 22-47 (1969).
13. BOURREIL, P. et REYRE, Y. — Un nouvel *Aristide* de l'Angola de la Section *Streptachne*. *Adansonia* ser. 2, **9** (3) : 421-427 (1969).
14. BOURREIL, P. et TROUIN, M. — Contribution à l'étude caryologique de quelques *Aristides* (graminées) d'Afrique boréale. Conséquences taxonomiques. *Natur. Monsp.* (transmis en février 1970).
15. CONTANDRIOPOULOS, J. — Recherches sur la flore endémique de la Corse et sur ses origines. Thèse n° 254. Impr. Louis Jean, Gap : 277-302, 324-329 (1962).
16. CUSSET, G. — Remarques sur une interprétation récente de la lemme des Graminées. J.A.T.B.A. **13**, 4-5 : 232-235 (1966).
17. DOBZHANSKY, Th. — Genetics and the origin of species. N-Y Columbia Univ. Press : 50-308 (1959).
18. FAVARGER, C. — Cytotaxinomie et endémisme. C. R. Soc. Biogéogr. **357** : 23-41 (1964).
19. GORENFLOT, R. — Un exemple d'introggression expérimentale. *Bull. Soc. Bot. Fr.* **108**, 1-2 : 1-16 (1961).
20. — Introggression naturelle intraspécifique chez *Plantago coronopus* L. *Ibid.* **108**, 7-8 : 294-306 (1961).
21. — Introggression, polymorphisme et taxonomie chez les Plantaginacées. *Adansonia* **4**, 3 : 393-417 (1964).
22. GUYENOT, E. — L'hérédité. *Encycl. Sc. Doin et Cie, Paris* : 5-31 (1942).
23. — La variation. *Ibid.* : 500-527 (1950).
24. HENRARD, Th. — A critical revision of the genus *Aristida*. *Meded. Rijks Herb.* **1** : 1, 123, 134-135, 141, 151-152, 193-194 (1926).
25. — *Ibid.* **2** : 269, 271, 272, 274, 304, 394-395, 446-447 (1927).
26. — *Ibid.* **3** : 486-487, 496-498, 503-505, 532-533, 539-540 (1928).
27. — A monograph of the genus *Aristida*. *Meded. Rijks. Herb.* **1** : 139-153 (1932).
28. — *Ibid.* **2** : 242-243, 265-266 (1932).
29. JACQUES-FÉLIX, H. — Les graminées d'Afrique tropicale : I, Généralités, Classification, description des genres. I.R.A.T.C.V. : 25-26, 155-164, 267-314 (1962).
30. — Les glumelles inférieures aristées de quelques graminées : Anatomie, morphologie d'après M^{lle} T. TRAN. J.A.T.B.A. **12**, 11 : 639-642 (1965).
31. JACQUES-FÉLIX, H. et LEBRUN, J.-P. — Graminées nouvelles ou peu connues d'Afrique tropicale. J.A.T.B.A. **13**, 1-2-3 : 49-54 (1966).
32. KRUCKENBERG, A. T. — The implications of ecology for plant systematics. *Taxon* **18** (1) : 92-116 (1969).
33. LAMOTTE, M. — Initiation aux méthodes statistiques en biologie. Masson et C^{ie}, Paris : 1-95 (1962).
34. LAMOTTE, M. et L'HÉRITIER, Ph. — Lois et mécanismes de l'hérédité. *Biologie générale* **2**, Doin, Paris : 5-31 (1942).
35. METTLER, L. E. et GREGG, G. — Population genetics and evolution. Prentice-Hall, Inc. : 60-205 (1969).
36. NÈGRE, R. — Les Thérophytes. *Bull. Soc. Bot. Fr., Mém.* : 92-108 (1966).
37. NOZERAN, R. — Contribution à l'étude de quelques structures florales. *Ann. Sc. Nat. Bot.* : 73-82 (1955).
38. — Intérêt de la connaissance de la morphogénèse des plantes supérieures pour la conduite de leur multiplication végétative. *Rev. hort. suisse*, **41**, 10 : 1-12 (1968).
39. NOZERAN, R. et DU PLESSIS, C. J. — Amélioration de la productivité, multiplication végétative et morphogénèse de *Hevea brasiliensis* : trois aspects d'un même problème. *R.G.C.P.* **46**, 7-8 : 861-867 (1969).
40. NOZERAN, R., BANCILHON, L. et NEVILLE, P. — Intervention de corrélations internes dans la morphogénèse des végétaux supérieurs. *Advanc. in Morphog.* (sous-presse, 1970).
41. PETIT, C. et PREVOST, G. — Génétique et évolution. Hermann, Paris : 300-377 (1967).
42. QUEZEL, P. — Flore et végétation des plateaux du Darfour Nord-occidental et du Jebel Gourgeil. *Dossiers de la R.C.P.* **45**. C.N.R.S. : 3-15, 40-44, 48-52, 82-86 (1969).
43. REEDER, J. R. et REEDER, Ch. — *Parodiella*, a new genus of grasses from the High Andes. *Bol. Soc. Argent. de Bot.* **12** : 168-283 (1968).
44. STEBBINS, G. L. — Variation and evolution in plants. N. Y., Columbia Univ. Press. : 3-561 (1957).
45. TRAN, Thi-Tuyet-Hoa. — Les glumelles inférieures aristées de quelques graminées : anatomie, morphologie. *Bull. Jard. Bot. Etat* **35**, 3 : 220-284 (1965).

46. TRAN, Thi-Tuyet-Hoa et CUSSET, G. — La glumelle inférieure et la feuille végétative graminéenne. Comparaison morphologique. 91^e Congrès Soc. Sav. **3**, Rennes : 141-152 (1966).
47. WINTER (de) B. — The south african *Stipeae* and *Aristideae* (Gramineae). An anatomical, cytological and taxonomic Study. *Bothalia* **8**, 3 : 249-250 (1965).

Laboratoire de Botanique U.E.R.
de Saint-Jérôme,
Faculté des Sciences
MARSEILLE.

Additif au graphique 1a placé page 506 de l'article P. BOURREIL paru dans *Taxon* : **18** (5) - 1969 :

Le Polygone A correspond à l'échantillonnage *a* 25.
Le Polygone B correspond à l'échantillonnage *b* 36.

UNE NOUVELLE ESPÈCE DU GENRE *CHLAMYDOCARYA* (ICACINACÉES) EN AFRIQUE

par J. F. VILLIERS

L'étude des Icacinacées d'Afrique tropicale, en particulier celles du Gabon et du Cameroun, nous a permis de découvrir parmi les échantillons récoltés au Gabon une nouvelle espèce appartenant au genre *Chlamydocarya*.

Ce genre, décrit par BAILLON en 1872, fit d'abord partie de la tribu des *Phytocreneae* (BAILLON, ENGLER), puis il fut déplacé et inclus dans la famille des Sarcostigmatacées (VAN THIEGHEM). Il est actuellement regroupé dans la tribu des *Phytocreneae* avec les genres *Trematosperma* (une seule espèce localisée à la Somalie), *Pyrenacantha* (africain et malgache), *Polycephalum* (africain), *Miquelia* (asiatique), *Stachyanthus* (africain) et *Phytocrene* (asiatique).

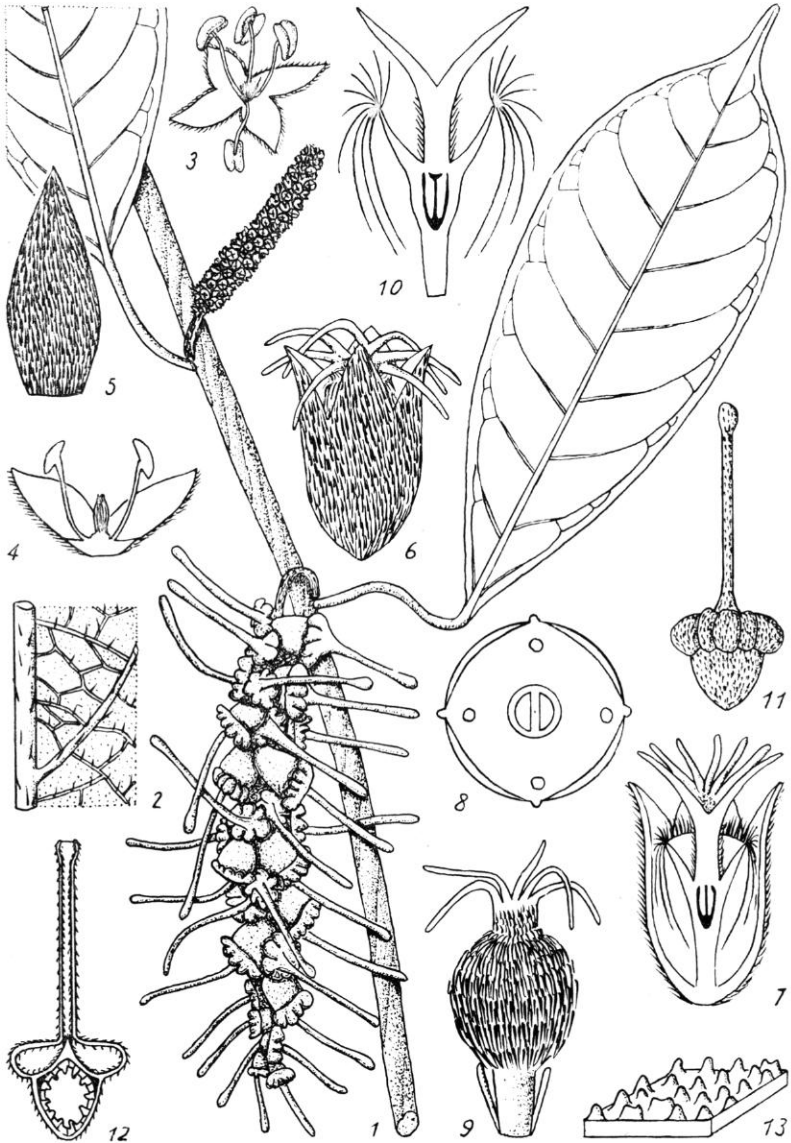
Les *Chlamydocarya* sont endémiques africains. Le genre comprend 5 espèces lianescentes de forêt ombrophile.

Chlamydocarya anhydathoda Vill., sp. nov.

Frutex scandens caule volubile dracunculo, sparse pubescenti vel glabro. Petiolus supra sparse pubescens. Lamina glabra vel sparse pubescens, elliptica vel oblanceolata, basi attenuata vel cuneiformis, apice acuminata vel acuta. Inflorescentiae ♀ spiciformes, axillares, multiflorae, et pubescentes. Flores ♀ tetrameri, sessiles calice destituti. Petalia coalescentia, extrinsecus pubescentia. Staminiodia alternipetala. Ovarium superum apice pubescente (pilis ad basim ovarii directis). Stylus crassus pubescens. Stigma discoïdum lobatum. Infrutescens spiciformis. Drupa elliptica corolla accrescente apice longe fistulata superstanta.

HOLOTYPE : *Klaine 1571*, Sibang prope Libreville, juin 1900 (fl. ♀, fr.).

C'est une liane à tige plus ou moins torsadée, côtelée, éparsément pubescente ou glabre. Les feuilles sont simples, alternes, entières et non stipulées. Le pétiole est côtelé longitudinalement, éparsément pubescent dessus, de 2-9 cm long. Le limbe est glabre sur les deux faces ou très éparsément pubescent à la face inférieure, vert jaunâtre ou vert grisâtre,



Pl. 1. — *Clamydocarya anhydathoda* Vill. : 1, rameau feuillé inflorescence ♀ et infrutescence $\times 1/2$; 2, détail de la nervation $\times 0,7$; 3, fleur ♂ $\times 7$; 4, coupe de la fleur ♂ $\times 7$; 5, pétale vue externe $\times 20$; 6, fleur ♀ $\times 2,5$; 7, coupe de la fleur ♀ $\times 2,5$; 8, diagramme de la fleur ♀ $\times 2,5$; 9, vue externe de l'ovaire $\times 2,5$; 10, coupe de l'ovaire $\times 15$; 11, fruit $\times 0,8$; 12, coupe longitudinale du fruit $\times 0,8$; 13, face interne de l'endocarpe.

mat sur les deux faces à l'état sec, vert clair à l'état frais, de forme largement elliptique à oblancéolée, il mesure $9-24 \times 5,5-12$ cm. La base du limbe est atténuée ou cunéiforme. Le sommet est acuminé ou aigu. La nervure médiane est visible, peu ou pas saillante à la face supérieure, très éparsement pubescente; elle est saillante et éparsement pubescente à la face inférieure. Les nervures secondaires, 8-9 paires, ascendantes, arquées, s'anastomosent à 1-5 mm du bord du limbe; elles sont visibles à la face supérieure et saillantes, éparsement pubescentes à la face inférieure. Les nervilles forment un réseau assez lâche, saillant sur les deux faces. Les hydathodes sont absents.

Les inflorescences ♂ et ♀ sont des épis axillaires multiflores de 3-8 cm long. Le rachis est couvert d'une pubescence rousse. Les fleurs ♂ et ♀ sont tétramères, sessiles, actinomorphes. Les fleurs ♂ possèdent des pétales presque entièrement libres sauf à la base; ils sont pubescents extérieurement (pubescence de poils roux) et glabres intérieurement, elliptiques ou oblancéolés, de 1,8 mm de longueur. Les étamines, au nombre de 4 sont libres entre elles et alternipétales; elles mesurent 1,8 mm de longueur; le filet est grêle; les anthères médifixes sont introrsées à 2 loges à fentes de déhiscence longitudinales. L'ovaire est réduit à une touffe de poils plus ou moins soudés entre eux. Les fleurs ♀ possèdent des pétales semblables à ceux des fleurs ♂; ils sont cependant soudés sur une plus grande longueur. Les 4 staminodes sont alternipétales et libres entre eux. L'ovaire supère est pubescent au sommet sur le bord de la cupule (poils réfléchis vers la base de l'ovaire), il a une loge contenant 2 ovules pendants. Le style est large et pubescent; il est entouré par le sommet cupulaire de l'ovaire; il se termine par un stigmate en plateau digité de 8-10 mm de diamètre.

L'infrutescence est un épi pouvant atteindre 18 cm de longueur. La drupe ellipsoïde, aplatie transversalement, ornée de 2 côtes latérales, mesure $3,5 \times 1,2 \times 0,8$ cm; elle est de couleur rouge brique à l'état frais. Elle est entourée par la corolle accrescente soudée aux tissus du fruit sauf au sommet où elle forme une calotte au-dessus de la portion libre du fruit. La calotte est aplatie et fortement côtelée; elle se termine brusquement par un tubule creux renflé au sommet, de 3 cm de longueur. Cette corolle accrescente est pubescente-échinulée sur ses deux faces (poils courts, rigides et dirigés vers la base du fruit). La partie libre du fruit est pubescente-échinulée (même type de poils que pour la corolle). Le reste du style est visible et pubescent à poils dressés vers le sommet du fruit. L'endocarpe ligneux est réticulé extérieurement et orné intérieurement d'indentations en forme de lames et de pointes obtuses au sommet.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ :

Klaine 1889 bis, 3102, 3259, 3497, Libreville (fl. ♂ sept., fl. ♀ mars-sept., fr. sept.).
— *Trilles 100*, entre Mondah et le Como (fr. juill.).

Cette plante a pour nom vernaculaire Tsangudzek. C'est une liane élevée dont les fruits au goût acidulé sont comestibles. Les feuilles dégagent une odeur désagréable et peuvent provoquer des vomissements.

Les différentes espèces appartenant au genre *Chlamydocarya* se distinguent les unes des autres par la forme de l'infrutescence et du fruit, l'ornementation de la face interne de l'endocarpe et la pubescence de l'ovaire :

A. FORME DE L'INFRUTESCENCE ET DU FRUIT. — Toutes les infrutescences sont des épis allongés sauf celle de *C. Thomsoniana* qui a la forme d'une sphère étoilée. La forme de la corolle accrescente est sans conteste le caractère qui permet le mieux de distinguer les différentes espèces de ce genre. *C. anhydathoda* a une corolle accrescente se terminant en calotte aplatie, côtelée, prolongée par un long tubule qui se dégage abruptement de celle-ci. Cet aspect la rapproche fortement de *C. Gossweileri* bien qu'ici le tubule soit beaucoup plus court et apparaisse plus progressivement au centre de la calotte. Notre nouvelle espèce est beaucoup plus éloignée de *C. macrocarpa*, *C. Soyauxii* et *C. Thomsoniana*. En effet la corolle accrescente de *C. Soyauxii* a une forme ovoïde sans terminaison tubuleuse, par contre celles de *C. macrocarpa* et *C. Thomsoniana*, aussi ovoïdes, sont terminées par un tubule. D'après l'examen de ce caractère nous pouvons distinguer trois groupes dans le genre *Chlamydocarya* :

— Espèces dont la corolle accrescente au-dessus du fruit est ovoïde et sans terminaison tubuleuse : *C. Soyauxii*.

— Espèces dont la corolle accrescente au-dessus du fruit est ovoïde et terminée par un tubule : *C. Thomsoniana* et *C. macrocarpa*.

— Espèces dont la corolle accrescente au-dessus du fruit est aplatie et côtelée et se termine par un tubule : *C. Gossweileri* (cette espèce semble intermédiaire entre *C. macrocarpa* et notre nouvelle espèce) et *C. anhydathoda*.

B. FACE INTERNE DE L'ENDOCARPE. — L'ornementation de la face interne de l'endocarpe est constante dans ce genre. Celle de *C. anhydathoda*, formée de pointes et de lames qui semblent provenir de la coalescence de pointes rapprochées est intermédiaire entre celle de *C. Thomsoniana* presque exclusivement composée de pointes et celles lamellaires de *C. Soyauxii* et *C. macrocarpa*.

C. PUBESCENCE DE L'OVAIRE. — Le sommet de l'ovaire est cupulaire (plus ou moins fortement marqué) chez toutes les espèces de ce genre. La différence réside dans la pubescence qui en borde le pourtour. Seul l'ovaire de *C. Soyauxii* est entièrement glabre; tous les autres sont pubescents. La pubescence de l'ovaire de *C. Thomsoniana* est entièrement dressée. Par contre celle de *C. macrocarpa* est en partie dressée et en partie réfléchie vers le fond de la cupule du sommet de l'ovaire. Chez

C. anhydathoda, l'ovaire possède une pubescence en partie dressée à poils courts, et une partie à poils longs, réfléchie vers sa base. Remarquons que pour ce caractère *C. Soyauxii* est totalement séparé des autres espèces. *C. Thomsoniana* occupe une position intermédiaire.

Il existe une autre espèce de *Chlamydocarya* que nous n'avons pas comparé à celles que nous venons de voir : *C. Tessmannii* n'est connu que par ses fleurs ♂. Son aire de répartition semble localisée au Cameroun. Cette plante se distingue de *C. anhydathoda* par ses feuilles à hydathodes et ses grappes fasciculées.

BIBLIOGRAPHIE

- BAILLON, H. — Deuxième étude sur les Mappiées. *Adansonia*, ser. 1, **10** : 276 (1872).
BOUTIQUE, R. — Icacinacées. *Fl. Congo belge et R.U.* **9** : 247-249 (1960).
BULLOCK, A. A. — Tropical african plants : XI. *Kew Bulletin* 1933 : 469 (1933).
ENGLER, A. — *Icacinaceae africanae*. *Bot. Jahrb.* **17** : 73-74 (1893).
— *Natürlich. Pflanzenfam.* **3**, 5 : 242 (1893).
— *Pflanzenwelt Afrikas* **3**, 2 : 130, fig. 129 (1921).
EXELL, A. W. — Gossweiler's Portuguese West African Plants. *Journ. Bot.* **70**, suppl. : 224 (1932).
EXELL, A. A. et MENDONCA, F. A. — *Icacinaceae*. *Consp. Fl. Angol.* **1** : 346-347, tab. 19 (1951).
GAGNEPAIN, M. F. — Comment faut-il comprendre la famille des Olacacées? *Bull. Soc. Bot. Fr.* **57** : 373-380 (1910).
HUTCHINSON, J. et DALZIEL, J. M. — Tropical african plants : VII. *Kew Bulletin* 1929 : 23 (1929).
— *F.W.T.A.*, ed. 2, **1** : 642-643 (1958).
SLEUMER, H. in ENGLER et PRANTL. — *Natürlich. Pflanzenfam.*, ed. 2, **20 b** : 387-388, fig. 113-114 (1942).
VAN TIEGHEM, Ph. — Sur les Phanérogames sans graines, formant la division des inséminées. *Bull. Soc. Bot. Fr.* **44** : 112 (1897).
WALKER, A. et SILLANS, R. — Plantes utiles du Gabon : 205 (1961).

Laboratoire de Phanérogamies
Muséum - PARIS.

ÉDITIONS DU CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

15, quai Anatole-France — 75-PARIS-7^e

C. C. P. Paris 906111

Tél. 5552670

**CENTRE D'ÉTUDES PHYTOSOCIOLOGIQUES
ET ÉCOLOGIQUES**

(Montpellier)

CODE POUR LE

**RELEVÉ MÉTHODIQUE
DE LA VÉGÉTATION
ET DU MILIEU**

(Principes et transcription sur cartes perforées)

Rédigé et publié sous la direction de

L. EMBERGER

Directeur du C. E. P. E.

par

M. GODRON et Ph. DAGET, L. EMBERGER, G. LONG,
E. LE FLOC'H, J. POISSONET, Ch. SAUVAGE, J.-P. WACQUANT

*Ouvrage in-4 coquille, relié, 292 pages, 37 figures et 7 pages de
formulaire précodé — Prix : 45 F*

ACHEVÉ D'IMPRIMER LE 16 OCTOBRE 1970
SUR LES PRESSES DE **FD** EN SON
IMPRIMERIE ALENÇONNAISE - 61-ALENÇON

